ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 73

6

ИЮНЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *В. В. Крайнева* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 9.03.88. Подписано к печати 23.05.88. М-38154. Формат бумаги 70×100 1/16.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.65.
Усл. кр.-отт. 13.89. Уч.-изд. л. 14.83. Тираж 2298. Тип. зак. 221

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.8 : 634.0.81 : 582.6/.9

Л. А. Лебеденко

ПЕРФОРИРОВАННЫЕ КЛЕТКИ СЕРДЦЕВИННЫХ ЛУЧЕЙ В ДРЕВЕСИНЕ НЕКОТОРЫХ ДВУДОЛЬНЫХ

L. A. LEBEDENKO. PERFORATED RAY CELLS IN THE WOOD OF SOME DICOTYLEDONS

В лучах древесины некоторых (преимущественно тропических) растений описано наличие перфорированных мертвых клеток, служащих для проведения воды между двумя сосудами, разделенными лучом. Даны описание этих своеобразных структур, их встречаемость по сведениям из литературы, изложены некоторые предположения о физиологической и эволюционной роли этих структур.

Появление в водопроводящей системе (древесине) высших растений клеточных элементов со сквозными отверстиями — перфорациями — рассматривается как существенный этап в эволюции Embryobionta. Такие перфорированные элементы древесины обозначаются как «членики сосуда», а вертикальный их ряд носит название «сосуд». Известно (Яценко-Хмелевский, 1954, 1978; Тахтаджян, 1956), что возникновение этих структур происходило в эволюции неоднократно. Так, сосуды были отмечены у ряда видов селагинелл, хвощей, некоторых папоротников, а также у голосеменных в классе гнетопсид. Однако только у покрытосеменных сосуды стали основным путем проведения воды, и именно это обстоятельство часто рассматривают как один из факторов эволюционной продвинутости Angiospermae (Carlquist, 1975, 1984; Dickison, 1975; Тахтаджян, 1980). Впрочем, некоторые примитивные покрытосеменные лишены сосудов, что свидетельствует о том, что возникновение нового типа репродуктивных органов несколько опередило появление совершенной водопроводящей системы (наиболее полный список этих «гомоксиляров» приведен в работе D. Young, 1981). Кроме того, у некоторых родов из семейств *Cactaceae*, *Droseraceae*, *Cuscutaceae* сосуды отсутствуют в результате вполне очевидной редукции.

Перфорации могут быть различного типа: одиночные, более или менее крупные (простые перфорации) или мелкие, вытянутые поперек сосуда и собранные в вертикальный ряд или многочисленные округлые. Совокупность мелких перфораций обозначается как «множественная перфорационная пластинка». Среди них различают лестничные и сетчатые перфорационные пластинки. Для однообразия простые перфорации вместе с прилегающим участком клеточной оболочки тоже обычно именуют «простой перфорационной пластинкой», хотя для упрощения описаний часто в обоих случаях говорят о простой или лестничной перфорации. Лестничные перфорационные пластинки, как правило, располагаются на боковых стенках члеников сосудов, простые могут быть отмечены на боковых вертикальных или более или менее скошенных, либо даже на поперечных стенках.

Признак этот, знаменующий появление чрезвычайно важной в физиологическом, экологическом и эволюционном планах структуры — настоящих сосудов, длинных, часто многометровых сквозных трубок, значительно облегчающих ток

воды, — изучен очень подробно. Прекрасный обзор литературы по данному вопросу главным образом за 2 последних десятилетия приведен в статье B. Meylan и B. Butterfield (1981).

Непрерывность первичной оболочки растительной клетки, однако, нарушается в древесине не только в члениках сосудов. Как впервые отметили в 1933 г. L. Chalk и M. Chattaway, у некоторых клеток лучей древесины многих двудольных древесных растений имеются отчетливые перфорации. При этом авторами было установлено, что перфорации встречаются преимущественно в тех случаях, когда вертикальный ряд члеников сосудов нарушен пересекающим его лучом. По этим же данным, перфорации, как правило, образуются в однорядных, реже двурядных участках лучей, восстанавливая тем самым непрерывный ток воды по сосуду, рассеченному лучом. Клетки лучей, снабженные перфорациями, значительно больше остальных клеток лучей в радиальном направлении, но лишь ненамного шире в тангентальном направлении. К сожалению, авторы не снабдили свои описания микрофотографиями, иллюстрировав их только рисунками, и не сообщили, являются ли эти клетки живыми или такими же отмершими, как и членики сосудов. Поскольку на рисунках неперфорированные клетки лучей показаны зернистыми, что традиционно обозначает цитоплазму, авторы, по-видимому, предполагали, что перфорированные клетки, изображенные пустыми, лишены живого содержимого.

Chalk и Chattaway (1933), в распоряжении которых была огромная коллекция древесин Оксфордского лесного института, просмотрели значительный материал и обнаружили перфорированные клетки лучей у 74 видов, относящихся к 17 семействам. Эти структуры найдены у 27 видов сем. *Rubiaceae*, у 5 — сем. *Olacaceae*, 7 — сем. *Celastraceae*, 7 — сем. *Euphorbiaceae*, 6 — сем. *Flacourtiaceae*, 5 — сем. *Apocynaceae*, 4 — сем. *Lacistemataceae*, 4 — сем. *Samydaceae*, у остальных 9 семейств (*Araliaceae*, *Calycanthaceae*, *Caprifoliaceae*, *Malpighiaceae*, *Passifloraceae*, *Saxifragaceae*, *Staphyleaceae*, *Symplocaceae*, *Violaceae*) обнаружено по одному виду. Изучение обширного числа видов позволило авторам сделать некоторые общие выводы. Так, было установлено, что у видов, сосуды которых снабжены только лестничными перфорациями или лестничные перфорации преобладают, клетки лучей всегда имеют перфорации лестничные, тогда как у древесины с простыми перфорациями члеников клетки лучей могут иметь или простые, или лестничные перфорации. В свете более поздних работ школы I. W. Bailey можно заключить, что клетки лучей эволюционно как бы более архаичны. Впрочем, такое в известной степени неожиданное предположение самими авторами сделано не было.

Выяснилось, также, что перфорированные клетки лучей не являются постоянным признаком: в одних образцах одного и того же вида они могут наблюдаться, отсутствовать в других, т. е. эти клетки встречаются, скорее, случайно, в зависимости от взаиморасположения сосудов и лучей. В таком плане Chalk и Chattaway ссылаются на работу J. Priestley (1932), показавшего, что дифференциация члеников сосудов идет сверху вниз и превращение камбиальной производной в членик зависит от присутствия уже дифференцированного членика над этой клеткой. Как известно, эти наблюдения Priestley в последующем получили полное подтверждение. На основании данных Priestley авторы делают вывод, что перфорированные клетки лучей возникают тогда, когда по тем или иным причинам вертикальный ряд члеников сосудов прерывается лучом.

Оба автора этого сообщения, опубликованного полстолетие назад, являются выдающимися исследователями в области анатомии древесины и, в частности, L. Chalk совместно с C. Metcalfe принадлежит заслуга составления фундаментальной сводки по сравнительной анатомии двудольных — «Anatomy of the Dicotyledons». Как в первом ее издании (1950), так и во втором томе второго издания (1983) Chalk составил также и обширные сводки основных признаков древесины двудольных. В первом издании нет никаких указаний на

присутствие в лучах перфорированных клеток, во втором им посвящено буквально две-три строчки. Ссылки на эти наблюдения отсутствуют и в иных многочисленных публикациях обоих авторов. По-видимому, и Chalk, и Chattaway считали этот признак случайным, не имеющим какого-либо значения для диагностической сравнительной и эволюционной анатомии древесины.

В обширном потоке литературы по сравнительной анатомии древесины за годы, истекшие после работы Chalk и Chattaway, о перфорированных клетках лучей упоминается сравнительно редко. Так, S. Carlquist (1960) описал их в древесине отдельных представителей *Asteraceae* и уделил им некоторое внимание в своем курсе сравнительной анатомии (Carlquist, 1961). В 1967 г. W. Stern обнаружил клетки лучей, снабженные перфорациями, в древесине *Euphorbiaceae* (в составе тех родов, которые в списке Chalk и Chattaway не фигурировали). Интерес к этим своеобразным структурам проявился в 70-х и в первой половине 80-х годов. Голландский исследователь J. Koek-Noorman (1970, 1972; Koek-Noorman, Hogeweg, 1974) обнаружил эти клетки в древесине многих *Rubiaceae*. Пожалуй, особенно примечательна работа J. McLean и P. Richardson (1973), которые расширили объем своих исследований, включив в них и флоэму. Они, по-видимому, впервые, установили, что во флоэмных лучах можно наблюдать образование на радиальных стенках клеток лучей ситовидных пластинок, вполне аналогичных пластинкам нормальных ситовидных трубок. Авторы предложили соответствующую терминологию — «васкулярные клетки лучей» для перфорированных клеток лучей древесины и «ситовидные клетки лучей» для аналогичных клеток лучей флоэмы. Как правило, ситовидные клетки лучей встречаются вместе с васкулярными лучевыми клетками. Список родов, в которых McLean и Richardson обнаружили перфорированные клетки лучей, несколько более широк по сравнению со списком предыдущих авторов. Безусловно, новое в вопрос внес G. van Vliet (1976), который у двух родов сем. *Combretaceae* (*Quisqualis* и *Combretum*) описал перфорированные клетки лучей с перфорациями на тангентальных стенках, образующих тем самым «радиальный сосуд в луче», тянущийся на довольно большое расстояние — до 29 клеток. Как правило, в конечных клетках этих «лучевых сосудов» наблюдается перфорация на радиальной стенке, соединяющая этот радиальный сосуд с «настоящим сосудом». Тем самым такие радиальные сосуды являются некоторой аналогией лучевых трахеид хвойных. Van Vliet отметил, что данные сосуды встречаются преимущественно в широких лучах. Эти наблюдения были приведены впоследствии в его монографии по анатомии древесины сем. *Combretaceae* (van Vliet, 1979). Перфорированные клетки лучей были отмечены также R. Miller (1975), J. Marchiori и A. Gomes (1980) в древесине некоторых *Flacourtiaceae*, в частности у видов рода *Casearia*.

В 1978 г. бразильские дендрологи A. Mattos Filho и C. Rizzini обнаружили перфорированные клетки в лучах *Vochysia haenkeana* (*Vochysiaceae*). Любопытно, что свои наблюдения они снабдили примечанием с указанием, что обнаруженные ими перфорированные клетки лучей являются особенностью, до сих пор в древесине покрытосеменных не описанной. Вероятно, это заявление, явным образом не отвечающее действительности, и побудило их коллег P. Botosso, A. Gomes (1982) и L. Teixeira (1983) специально заняться исследованием данного вопроса.

Ряд работ, опубликованных в 1980—1984 гг., расширил наши представления об этих своеобразных структурах и их распространенности в ряде родов и семейств двудольных. Так, бразильские анатомы Botosso и Gomes (1982), упомянутые выше, отметили у *Annonaceae* такие же «радиальные сосуды», которые были описаны van Vliet (1976) у *Combretaceae* (см. таблицу на вклейке, *1—3*). Группа индийских исследователей из Лесного института в Дехра-Дуне обнаружила аналогичные структуры у представителей *Myrsinaceae* и *Loganiaceae* (Dayal

et al., 1984). Одиночные перфорированные лучевые клетки (признак более обычный) были отмечены у видов сем. *Loganiaceae* (Mennega, 1980), у *Drypetes roxburghii* (*Euphorbiaceae*) (Nazuma et al., 1981).

B. Giraud (1983) исследовал 54 вида сем. *Euphorbiaceae* и у 26 из них нашел отдельные перфорированные клетки лучей. Он подчеркивает, что перфорированные клетки лучей встречаются как у деревьев первой величины, так и у мелких кустарников и нет зависимости между жизненной формой древесного растения и присутствием этих структур, как это полагали McLean и Richardson (1973), связывавшие образование перфораций в клетках лучей с кустарниковой формой растений. Аналогичные перфорированные клетки, иногда образующие короткие ряды из 2—3 клеток, обнаружил L. Teixeira (1983) в семействах *Elaeocarpaceae* и *Flacourtiaceae* (см. таблицу на вклейке, *4—7*). Наконец, одиночные перфорированные клетки были найдены индийскими анатомами в древесине рода *Santalum* (Vijendra Rao et al., 1984). В 1985 г. английский анатом P. Rudall добавил к уже достаточно обширному списку семейств, в которых встречаются перфорированные лучевые клетки, еще один вид из сем. *Lamiaceae* (=*Labiatae*) — *Hyptis hagei*.

К сожалению, ни один из авторов, описывавших эти структуры, не нашел нужным указать, встречаются они у мертвых или у живых клеток. По-видимому, априорно считалось, что перфорированные клетки лучей столь же мертвы, как и членики сосудов, и выполняют те же функции — проведение воды. Совершенно очевидно, что это не может иметь места в «ситовидных клетках» флоэмных лучей. Надо сказать, однако, что наблюдения McLean и Richardson (1973) об образовании ситовидных пластинок на радиальных стенках клеток лучей во флоэме, насколько нам известно, не получили дальнейших подтверждений. Отметим еще и замечание B. Giraud (1983) о предполагаемой им эволюционной продвинутости древесин с «радиальными сосудами» в лучах, что, казалось бы, противоречит наблюдениям Chalk и Chattaway о преимущественном образовании у этих элементов перфораций примитивного типа. Надо признать, впрочем, что накопленный материал еще недостаточен для столь широкого обобщения.

Как следует из приведенного выше обзора, лучевые инициали камбия, по тем или иным причинам оказавшиеся между двумя разобщенными веретеновидными инициалями, дифференцирующимися в членики сосуда, получают импульс, приводящий, во-первых, к лизису у них протопласта, без чего, очевидно, они не могли бы выполнять функцию проведения воды и, во-вторых, к появлению сквозных отверстий на радиальных, а иногда и на тангентальных стенках. Тем самым, нарушение непрерывности первичной клеточной оболочки перестает быть монополией члеников сосудов и оказывается возможным у любой клетки при необходимости превращения ее в водопроводящий элемент. Отметим в этой связи достаточно обычное появление в культуре ткани гидроцитов, у которых в ряде случаев можно наблюдать наличие перфораций, хотя часть этих клеток в своем происхождении явным образом не связана с камбием. Здесь отчетливо наблюдаются автономность клетки, ее способность к выполнению при необходимости функции, в принципе ей несвойственной (Быченкова, Яценко-Хмелевский, 1970). Для некоторых общих понятий морфогенеза растений наличие перфорированных клеток лучей, как выясняется, столь широко распространенное, представляет безусловный интерес. Тот факт, что до сих пор такие структуры выявлялись только у древесных растений тропической и субтропической зон, вероятно, не следует связывать с экологическими особенностями теплых широт. Надо учитывать несравненно более обширный видовой и семейственный состав древесной растительности тропиков, с чем обычно и связывают большее разнообразие структуры древесины у этих растений.

В заключение этого небольшого обзора «необычных признаков» древесины двудольных (как их часто обозначают англоязычные авторы, например Teixeira,

1983) укажем, выходя за рамки настоящей работы, на более или менее аналогичные явления, имеющие место у хвойных. Так, ряд авторов отмечали точно такие же «необычные» признаки в древесине хвойных, а именно перфорированные трахеиды. Эти факты были описаны F. Jane (1956), M. Bannan (1958) и нами (Лебеденко, 1961). Целостность первичной оболочки трахеид хвойных (на уровне световой микроскопии) является основным признаком их водного режима. Тем не менее указанным авторам удалось обнаружить у *Sequoia sempervirens*, *Thuja occidentalis*, *Juniperus virginiana* и *Taxodium distichum* в древесине веток, а у последних двух видов в древесине корней ряд трахеид с простыми перфорациями на радиальных стенках. Самым примечательным при этом является расположение таких элементов в горизонтальном, а не в вертикальном ряду, что вряд ли отвечает потребностям усиления водного тока в вертикальном направлении. Bannan (1958) по этому поводу справедливо замечает, что наличие радиального ряда перфорированных элементов, протягивающихся иногда через 5 годичных колец, свидетельствует о достаточно длительном, но со временем исчезающем нарушении программы дифференциации в той веретеновидной инициали, которая дает начало популяции перфорированных трахеид. Мы считаем, что нет оснований придавать слишком большое значение этим своеобразным структурам, чрезвычайно редким, если принять во внимание сотни миллионов трахеид, которые просмотрены под микроскопом многими исследователями. Можно только предположить, что фактор, обусловливающий растворение первичной оболочки, способен спонтанно возникнуть в рамках той генетической программы, в которой он никак не предусмотрен, после чего программа восстанавливается.

Безусловно, нет особых аналогий между перфорированными клетками лучей и перфорированными трахеидами хвойных: в первом случае физиологическая целесообразность признака не вызывает сомнений, во втором, как представляется, она отсутствует. Но тип нарушения здесь един, и это дает достаточно поводов для размышления.

ЛИТЕРАТУРА

Быченкова Э. А., Яценко-Хмелевский А. А. Специфичность структуры и функции в норме и в пролифератах. — В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток. М.: Наука, 1970, с. 257—261. — *Лебеденко Л. А.* Некоторые особенности строения древесины корней хвойных. — Drevarsky vyskum, 1961, № 2, s. 65—84. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Тахтаджян А. Л.* Эволюция проводящей системы. — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980, с. 11—14. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Эволюция проводящих клеток и тканей. — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 15—26. — *Bannan M. W.* An occurrence of perforated tracheids in *Thuja occidentalis* L. — New Phytol., 1958, vol. 57, N 1, p. 132—134. — *Botosso P. C., Gomes A. V.* Radial vessels and series of perforated ray cells in *Annonaceae*. — IAWA Bul., n. s., 1982, vol. 3, N 1, p. 39—45. — *Carlquist S.* Wood anatomy of *Asteraceae* (*Compositae*). — Trop. Woods, 1960, vol. 133, p. 54—84. — *Carlquist S.* Comparative plant anatomy. New York, 1961. 233 p. — *Carlquist S.* Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, 1975. 259 p. — *Carlquist S.* Wood and stem anatomy of *Lardizabalaceae*, with comments on the vining habit, ecology and systematics. — Bot. J. Lin. Soc., 1984, vol. 88, N 2, p. 257—277. — *Chalk L. M., Chattaway M. M.* Perforated ray cells. — Proc. Roy. Soc., 1933, vol. 113, N 1, p. 82—92. — *Dayal R. R., Vijendra Rao, Sharma B.* Perforated ray cells in wood of Indian *Myrsinaceae* and *Loganiaceae*. — IAWA Bul., n. s., 1984, N 5, p. 225—228. — *Dickison W. C.* The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. — An. Missuri Bot. Gard., 1975, vol. 62, N 6, p. 590—620. — *Giraud B.* Les cellules perforées des rayons ligneux chez les Euphorbiacées. — Bul. Mus. Nat., 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1983, vol. 2, p. 213—221. — *Jane F. W.* Perforated vertical tracheids in *Sequoia sempervirens*. — Endl. New Phytol., 1956, vol. 55, N 3, p. 367—368. — *Koek-Noorman J.* A contribution to the wood anatomy of the *Cinchoneae*, *Coptosepalteae* and *Naucleae* (*Rubiaceae*). — Acta Bot. Neerl., 1970, vol. 19, N 1, p. 154—164. — *Koek-Noorman J.* The wood anatomy of *Gardeniae*, *Ixoreae* and *Mussaendeae* (*Rubiaceae*). — Acta Bot. Neerl., 1972, vol. 21, N 2, p. 301—320. — *Koek-Noorman J., Hogeweg P.* The wood anatomy of *Vanguerieae*, *Cinchoneae* and *Rondeletieae* (*Rubiaceae*). — Acta Bot. Neerl., 1974, vol. 23, N 5, p. 627—653. — *Marchiori J. N., Gomes A. V.* Anatomia da ma-

deira e da casa de *Casearis rupestris* Eichl. (*Flacurtiaceae*). — In: Congresso Florestal Gaucho. IV. Nova Prata, 1980. 14 p. — *Mattos Filho A.*, *Rizzini C. T.* *Vochysia haenkeana* Mart., uma *Vochysiaceae* completamente divergente des especies cingenericas. — Rodriguesia, 1978, vol. 30, N 47, p. 33—71. — *McLean J. D.*, *Richardson P. E.* Vascular ray cells in woody stems. — Phytomorphology, 1973, vol. 23, N 1—2, p. 59—64. — *Mennega A. M. W.* Anatomy of the secondary xylem *Loganiaceae*. — In: Engler und Prantl. Die natürliche Pflanzenfamilien. Berlin, 1980, S. 16—41. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford: Clarendon Press, 1950. 1500 p. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford: Clarendon Press, 1983. 297 p. — *Meylan B. A.*, *Butterfield B. G.* Perforation plate development in the vessels of hardwoods. — In: Xylem cell development / Ed. J. R. Barnett. 1981, p. 96—114. — *Miller R. B.* Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationship of *Flacourtiaceae*. — J. Arnold Arboretum, 1975, vol. 56, N 1, p. 20—102. — *Nazuma P.*, *Sundarsiva Rao*, *Vijendra Rao*. Occurrence of perforated ray cells in the wood of *Drypetes roxburghii* (Wall.) Hurusawa. — IAWA Bul., n. s., 1981, vol. 2, N 4, p. 201—203. — *Priestley J. H.* The growing tree. — Forestry, 1932, vol. 6, N 1, p. 105—112. — *Rudall P. J.* Perforated ray cells in *Hyptis hagei* — a new record for *Labiatae*. — IAWA Bul., n. s., 1985, vol. 6, N 2, p. 161—162. — *Stern W. L.* Kleinodendron and xylem anatomy of *Cluitieae* (*Euphorbiaceae*). — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, N 5, p. 663—676. — *Teixeira L. L.* Some unusual features in the wood of *Sloanea lasiocoma* K. Schum. (*Elaeocarpaceae*) and *Casearia obliqua* Spreng (*Flacourtiaceae*). — IAWA Bul., n. s., 1983, vol. 4, N 4, p. 213—217. — *Vijendra Rao R.*, *Sharma B.*, *Dayal R.* Occurrence of perforated ray cells in *Santalaceae*. — IAWA Bul., n. s., 1984, vol. 5, N 6, p. 313—315. — *Vliet G. J. C. M. van.* Radial vessels in rays. — IAWA Bul., 1976, vol. 3, N 1, p. 35—37. — *Vliet G. J. C. M. van.* Wood anatomy of the *Combretaceae*. — Blumea, 1979, vol. 25, N 3, p. 151—223. — *Young D. A.* Are the angiosperms primitively vessel-less? — Systematic Bot., 1981, vol. 64, N 4, p. 313—330.

Ленинградский НИИ лесного хозяйства Получено 16 VII 1986.

SUMMARY

The dead perforated cells conducting water between the two vessels separated by the ray were described in the xylem rays of some (mainly tropical) plants. Their structure, distribution, possible physiological and evolutionary significance were shown.

УДК 581.33 : 577.95

А. Г. Смирнов, Л. Ш. Граханцева

К ОНТОГЕНЕЗУ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА PEPEROMIA-ТИПА

A. G. SMIRNOV. L. SH. GRAKHANTSEVA. ON THE ONTOGENY OF THE PEPEROMIA-TYPE EMBRYO SAC

Установлено, что ход развития 16-ядерного 2-митозного зародышевого мешка Peperomia-типа не вполне стабилизирован. Это проявляется в недостаточной определенности положения, состава и времени формирования центров клеткообразования — «полюсов». Достаточно постоянны лишь положение и строение микропилярного «полюса», возникающего на 4-ядерной стадии. Клеткообразование осуществляется в ходе последнего деления в различных по составу полярных группах (2-, 4-, 6-, 8-ядерных) с помощью первоначально тангентально ориентированных первичных и вторичных фрагмопластов. В микропилярной области на основе единой (обычно 4-ядерной) полярной группы в зависимости от конкретных условий образуется яйцевой аппарат, состоящий из 2 или 3 морфологически сходных вакуолизированных клеток. В ходе созревания зародышевого мешка свободные ядра центральной клетки остаются в местах их образования, не обнаруживая тенденции к объединению.

Хотя со времени первых исследований эмбриологии *Peperomia* L. (Campbell, 1899, 1901; Johnson, 1900) прошел достаточно большой срок, многие вопросы, связанные с организацией, ходом развития и функционирования зародышевых мешков Peperomia-типа, остаются спорными. Не совпадают взгляды исследователей даже по вопросу о наличии и характере упорядоченности в ходе развития зародышевого мешка этого типа. Так, D. H. Campbell (1901) полагал, что в зародышевых мешках видов рода *Peperomia* ядра от первого и до последнего деления располагаются беспорядочно и равномерно. С этим положением не согласны W. H. Brown (1908) и D. S. Johnson (1914), подчеркивающие, в частности, типичность тетраэдрического расположения ядер по окончании мейоза. Brown (1908) указывает далее на постоянное наличие 2 ядер в микропилярной области зародышевого мешка *P. sintensii* на 8-ядерной стадии и образование там 4 ядер в ходе последнего митоза. Аналогичную картину описывает Johnson (1914) для *P. hispidula*. Он отмечает, кроме того, и типичность образования 4-ядерных групп в других частях зародышевого мешка этого вида. G. C. Fisher (1914, рис. 9, 10) высказывает ту же точку зрения, что и Brown и Johnson в отношении распределения ядер по окончании мейоза, однако он отмечает, что на 8- и 16-ядерной стадиях у изученного им *P. reflexa* ядра располагаются беспорядочно. Впечатление полного хаоса производит распределение ядер на 4-, 8- и 16-ядерной стадиях развития зародышевых мешков у ряда видов пеперомий в интерпретации K. Abele (1923, 1924).

G. Martinoli (1948) пришел к выводу, что ход и конечные этапы развития зародышевых мешков *P. maculosa* могут быть самыми различными, причем уже на 4-ядерной стадии ядра располагаются неодинаково — по схемам 1+1+2, 2+2 и даже 0+4.

Г. Е. Гваладзе (1973, 1978, 1983) полагает, что для процесса развития зародышевого мешка Peperomia-типа характерно почти полное отсутствие упоря-

доченности в распределении ядер на всех стадиях, кроме первого деления мейоза, когда ядра (и то не всегда) расходятся к противоположным полюсам.

З. И. Никитичева с соавторами (1981) отмечают типичность распределения ядер в отношении 1+3 на стадии 4-ядерного ценоцита, наличие 2 ядер в микропилярной части зародышевого мешка на 8-ядерной стадии, образование четырех 4-ядерных групп, одна из которых расположена в микропилярной области, в результате последнего деления, т. е. их взгляды сходны с положениями, высказанными Johnson (1914).

До сих пор остаются дискуссионными также некоторые вопросы, связанные с конечной конструкцией зародышевого мешка пеперомий. Даже в отношении одного и того же вида *P. pellucida* высказывались различные мнения относительно столь важной детали в строении зародышевого мешка, как организация яйцевого аппарата. Согласно Johnson (1900), яйцевой аппарат в зародышевых мешках этого растения всегда состоит из 2 клеток — яйцеклетки и одной синергиды, причем имеются основания предполагать, что ядра этих клеток сестринские. Однако, по данным Campbell (1899, 1901), в микропилярной части зародышевых мешков *P. pellucida*, кроме яйцеклетки, хорошо различимой благодаря более крупному ядру, может образоваться не только 1, но 2 и даже 3 клетки. Поскольку последние не принимают никакого участия в процессе оплодотворения, возникает вопрос, являются ли они синергидами или сближенными с яйцеклеткой латеральными клетками? О двуклеточности яйцевого аппарата пеперомий говорил и Brown (1908), указавший, однако, что ядра яйцеклетки и единственной синергиды не являются сестринскими, в то время как Fisher (1914) поддержал Johnson и в этом пункте.

F. Fagerlind (1939) пришел к заключению, что в зависимости от формы зародышевого мешка яйцевой аппарат *P. pellucida* может быть и 2-, и 3-клеточным. Возможность образования 2-клеточных (в норме) и 3-клеточных (в порядке исключения) яйцевых аппаратов у исследованных им видов пеперомий, в том числе и *P. pellucida*, подтвердил Y. S. Murty (1959). Согласно Martinoli (1948), яйцевой аппарат исследованного им *P. maculosa* обычно состоит из двух клеток (яйцеклетки и одной синергиды), ядра которых не являются сестринскими. В микропилярной части некоторых зародышевых мешков этого вида им было обнаружено 4, 5 и даже 6 клеток. Согласно Martinoli, и в этих случаях яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и одной синергиды, остальные клетки, находящиеся рядом, следует рассматривать как латеральные.

В последнее время выдвинуто положение о том, что яйцевой аппарат *Peperomia* всегда 3-клеточный (Никитичева, 1981; Никитичева и др., 1981).

Почти все авторы, изучавшие эмбриологию видов рода *Peperomia*, отмечают широкие пределы соотношения между числом полярных ядер и латеральных клеток, а также большую изменчивость в расположении последних.

Очевидно, что строение яйцевого аппарата, так же как число и положение латеральных клеток и соответственно число свободных ядер, зависят от особенностей протекания завершающего этапа формирования зародышевого мешка — клеткообразования. Между тем вопрос о том, как осуществляется этот быстротекущий процесс в зародышевом мешке Peperomia-типа, исследован крайне недостаточно, что справедливо, впрочем, и для более обычных типов зародышевых мешков цветковых (Романов, 1971). Johnson (1900) и Campbell (1901) описывают клеткообразование в зародышевом мешке *P. pellucida* как процесс, начинающийся с образования вокруг ядер скопления более густой цитоплазмы, обособляющейся затем вместе с ядром в виде клетки. Согласно Brown (1908), начало клеточным оболочкам в зародышевом мешке *P. sintensii* дают клеточные пластинки, образуемые всеми восемью «веретенами» в ходе последнего деления. Два из этих «веретен» находятся у микропилярного конца. Johnson (1914) допускает, что таким же путем осуществляется клеткообразование в микропи-

лярном конце зародышевого мешка *P. hispidula*, хотя закладку пластинок в ходе последнего деления, как и само деление, он непосредственно не наблюдал.

Abele (1923), напротив, описывает и изображает клеточные пластинки, появляющиеся между сопроизводными ядрами в ходе 4-го деления, но утверждает, что их формирование не приводит к образованию клеточных стенок между дочерними ядрами. Четвертое деление, по его мнению, завершается образованием 16 свободных ядер. Никитичева с соавторами (1981) процесс клеткообразования не проследили.

Насколько нам известно, лишь Fagerlind (1939, 1944) предпринял попытку обобщения имевшихся к тому времени сведений о возможных вариациях строения зародышевых мешков Peperomia-типа с учетом особенностей их онтогенеза. Предложенное объяснение отражает его общие взгляды на механику развития зародышевого мешка цветковых. Важное место в системе этих взглядов занимает принцип соответствия числа полюсов числу полярных ядер, образующихся в зародышевом мешке. Поскольку в нормально построенном зародышевом мешке Peperomia-типа обычно имеется 8 полярных ядер, Fagerlind полагает, что клеткообразование здесь протекает в 8 полярных группах, представленных каждая 2 ядрами. Для объяснения клеткообразования с участием двух сопроизводных ядер Fagerlind постулирует радиальную ориентацию фигур деления в ходе последнего митоза. Постенно расположенные ядра входят в состав отделяющихся пристенных клеток, а ядра, ориентированные к центру зародышевого мешка, остаются свободными. Поскольку у микропилярного конца располагаются 2 отдельных «полюса», там образуются 2 свободных ядра и 2 самостоятельные сближенные клетки. Одна из них является яйцеклеткой, а другая принимается за синергиду (Fagerlind, 1939), хотя по сути дела это латеральная клетка, поскольку настоящая синергида формируется в том же центре клеткообразования, что и яйцеклетка. Двуклеточные (точнее, ложнодвуклеточные) яйцевые аппараты типичны, по Fagerlind, для зародышевых мешков пеперомий округлой формы, которые он считает наиболее обычными. В грушевидных зародышевых мешках с заметным микропилярным выростом в ходе последнего митоза в микропилярной области образуется единая 4-ядерная группа, а не 2 отдельные. Три ядра располагаются постенно и отделяются в составе клеток, а одно, находящееся несколько ближе к центру зародышевого мешка, остается свободным. В этом случае образуется 3-клеточный яйцевой аппарат с 2 истинными синергидами; полярных ядер оказывается 7, а не 8, а общее число клеток равно 9.

В ходе последнего митоза, по Fagerlind, возможен распад некоторых полюсов, причем клетки в этих группах не образуются. Общее число клеток в зародышевом мешке уменьшается, а число полярных ядер соответственно увеличивается. Подобный распад полюсов происходит вследствие изменения нормальной радиальной ориентации веретена на тангентальную, т. е. параллельную стенке зародышевого мешка. Эти идеи Fagerlind получили признание многих эмбриологов, в частности П. Магешвари (1954) и И. Д. Романова (1971), и до сих пор оказывают заметное влияние на трактовку зародышевого мешка пеперомий. Оно проявляется, например, в том, что яйцевой аппарат пеперомий рассматривается в ряде случаев как состоящий из одной клетки (Поддубная-Арнольди, 1976; Банникова, Хведынич, 1982). Вместе с тем теоретические построения Fagerlind, несмотря на их популярность, достаточно гипотетичны. Дело в том, что постулируемая Fagerlind радиальная ориентация веретен в ходе последнего митоза ни им самим, ни другими авторами реально не наблюдалась. Более того, на опубликованных некоторыми исследователями рисунках зародышевых мешков пеперомий веретена последнего деления изображаются параллельно стенке зародышевого мешка, т. е. не в радиальном, а в тангентальном положении (Brown, 1908, рис. 26; Martinoli, 1948, рис. 18; Murty, 1959, рис. 68 *а*, *б*). Не случайно Романов (1971) при явной симпатии к взглядам Fagerlind указывал на отсутствие ясности в отношении способа образования, характерного для пеперомий 2-кле-

точного яйцевого аппарата, и в вопросе о том, являются ли ядра яйцеклетки и единственной синергиды сестринскими.

Необходимость дальнейших исследований онтогенеза, особенностей конечной конструкции зародышевого мешка пеперомий для решения упомянутых выше вопросов особенно очевидна ввиду того значения, которое придается некоторыми авторами зародышевому мешку Peperomia-типа в дискуссии о путях возникновения и эволюции женского гаметофита покрытосеменных (Fagerlind, 1941; Герасимова-Навашина, 1954; Смирнов, 1982; Гваладзе, 1983).

Материал и методика

Колоски *Peperomia clusiifolia*, *P. langsdorffii*, *P. maculosa*, *P. magnoliifolia*, *P. rubella*, *P. scandens*, *P. velutina*, *P. sandersii* фиксировали в жидкостях Чемберлена, Навашина, Рендольфа и Модилевского. Срезы толщиной 12—25 мкм окрашивали преимущественно гематоксилином, по Делафильду, использовали также окраску основным фуксином, по Фельгену, и гематоксилином, по Гейденгайну. Два последних метода окраски препаратов оказались малопригодными для изучения наиболее интересных стадий развития, связанных с клеткообразованием.

Результаты исследования

Начальные стадии развития у всех изученных нами видов протекают довольно однообразно. Как правило, закладывается одна гиподермально расположенная археспориальная клетка, в результате деления которой формируются первичные париетальная и спорогенная клетки. При делении первичной париетальной клетки формируется париетальная ткань (2—4 слоя). Первичная спорогенная ткань б. ч. непосредственно превращается в мегаспороцит. В некоторых случаях первичная париетальная клетка, по-видимому, делится на 2 спорогенные клетки (рис. 1, *3*).

В процессе довольно длительного периода роста мегаспороцит приобретает, как правило, несколько вытянутую широкояйцевидную форму. Ядро мегаспороцита располагается в его нижней части, часто у самой стенки (рис. 1, *4*). Уже в начале профазы первого деления мейоза можно видеть образование мелких, а иногда и более крупных вакуолей в средней и верхней частях клетки (рис. 1, *4*). Ось первого деления мейоза, как правило, ориентирована несколько наклонно к продольной оси семяпочки (рис. 1, *5*, *5а*). В ряде случаев у *P. langsdorffii* (рис. 1, *6*) наблюдалась поперечная ориентация веретена деления. Продольная ориентация веретена первого деления мейоза отмечалась нами лишь в одном случае.

В конце этого деления у ряда видов закладывается эфемерная клеточная пластинка (рис. 1, *5*, *6*; 2, *1*) — явление, описанное многими авторами. Веретена второго деления мейоза ориентированы перпендикулярно друг к другу (рис. 2, *1*, *2*). В результате ядра 4-спорового ценоцита располагаются по вершинам тетраэдра, причем одно из ядер неизменно оказывается в микропилярной области (рис. 2, *3*—*6*). Лишь иногда там обнаруживается не 1, а 2 ядра (рис. 2, *2*). Подобное расположение возникает, вероятно, при продольной ориентации оси первого деления мейоза. По окончании второго деления также могут закладываться эфемерные клеточные пластинки (рис. 2, *3*). В течение продолжительной 4-ядерной стадии ценоцит несколько разрастается, при этом эфемерные пластинки исчезают и образуется единая центральная вакуоль (рис. 2, *6*).

В третье (первое митотическое) деление все 4 ядра вступают синхронно. Ось деления микропилярного ядра ориентирована перпендикулярно к продольной оси ценоцита и, как и 3 остальные веретена, располагается тангентально в постенном слое цитоплазмы (рис. 2, *7*, *11*). В конце этого деления между со-

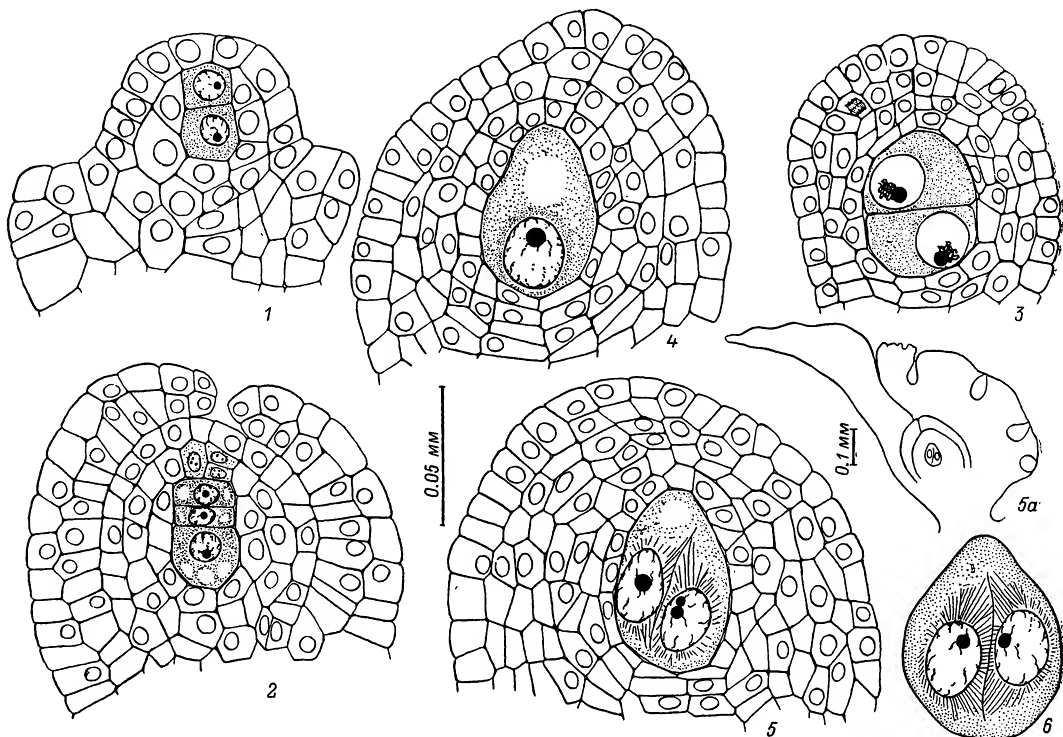


Рис. 1. Ранние стадии развития семяпочки и зародышевого мешка *Peperomia* sp.

1 — семяпочка *P. langsdorffii* на стадии образования кроющей и спорогенной клеток, *2* — три спорогенные клетки в семяпочке *P. sandersii*, *3* — два мегаспороцита в профазе мейоза в семяпочке *P. rubella*, *4* — мегаспороцит у *P. velutina*, *5* — то же у *P. velutina* в конце первого деления мейоза, *6* — то же у *P. langsdorffii*.

производными, а иногда и несопроизводными ядрами наблюдаются нитеобразные структуры (рис. 2, *7*, *11*). У *P. scandens* в экваториальной зоне этих структур появляется зачаток клеточной пластинки (рис. 2, *8*), вскоре, однако, исчезающий. В микропилярной части 8-ядерного ценоцита обычно располагаются 2 ядра, нередко разделенные небольшой вакуолью (рис. 2, *9*), а остальные распределяются довольно равномерно по периферии ценоцита. В некоторых случаях у микропилярной части оказываются не 2, а 4 ядра (рис. 2, *10*). Это связано, по-видимому, с расположением ядер 4-спорового ценоцита подобно изображенному на рис. 2, *2*.

Особый интерес представляет второе митотическое деление, наблюдавшееся нами у всех изученных видов. Во всех случаях как в метафазе, так и в телофазе фигуры этого деления ориентированы тангентально, т. е. параллельно поверхности ценоцита (рис. 2, *12—14*). В телофазе второго митотического деления между сопроизводными ядрами образуются фрагмопласты. В относительно небольшом объеме располагаются, таким образом, 8 пар телофазных ядер. Вследствие этого между соседними парами ядер нередко возникают вторичные фрагмопласты (рис. 2, *13*, *14*.) Особенно часто образование вторичных фрагмопластов наблюдалось в микропилярном выступе (рис. 2, *13*; 3, *1*). Во всех трех фрагмопластах такой 4-ядерной группы образуются клеточные пластинки, наблюдавшиеся нами как в базальной, так и в микропилярной областях зародышевого мешка (рис. 2, *14*; 3, *1*). Дальнейший рост и смыкание этих клеточных пластинок приводят, очевидно, к вычленению 2 клеток, в состав которых входят 2 средних (несестринских) ядра. Заключительная стадия такого процесса наблюдалась нами в латеральных и микропилярных полюсах в зародышевом мешке *P. mag-*

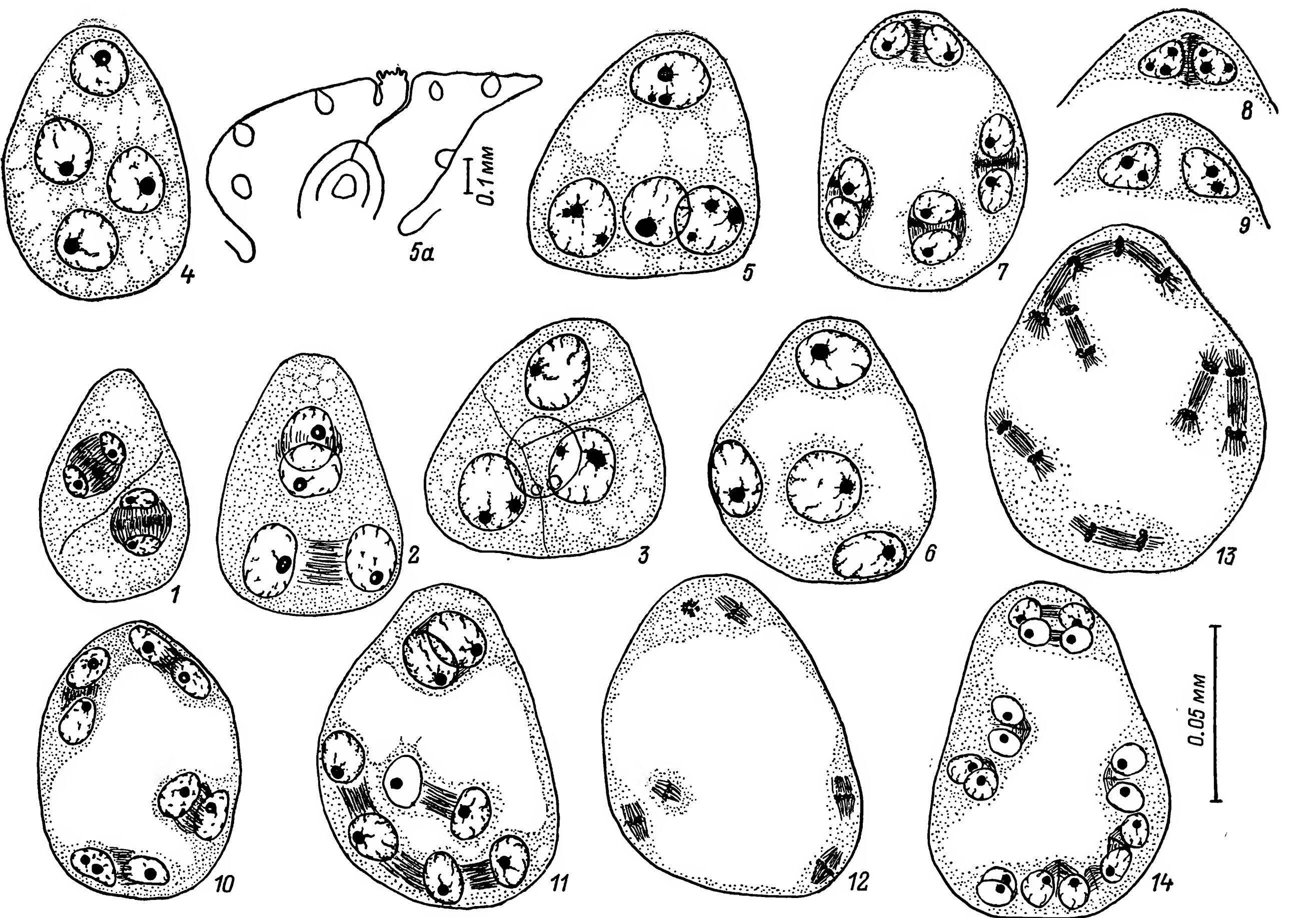


Рис. 2. Зародышевые мешки *Peperomia* sp. на 4—16-ядерной стадии развития.

1—6 — стадии формирования 4-ядерного зародышевого мешка; *7—11* — образование 8-ядерного зародышевого мешка; *12—14* — второе митотическое деление в зародышевом мешке. *1, 4, 6, 7* — *P. velutina*; *2, 13, 14* — *P. rubella*; *3, 5, 8, 9* — *P. scandens*; *10* — *P. magnoliifolia*; *11* — *P. langsdorffii*; *12* — *P. clusiifolia*.

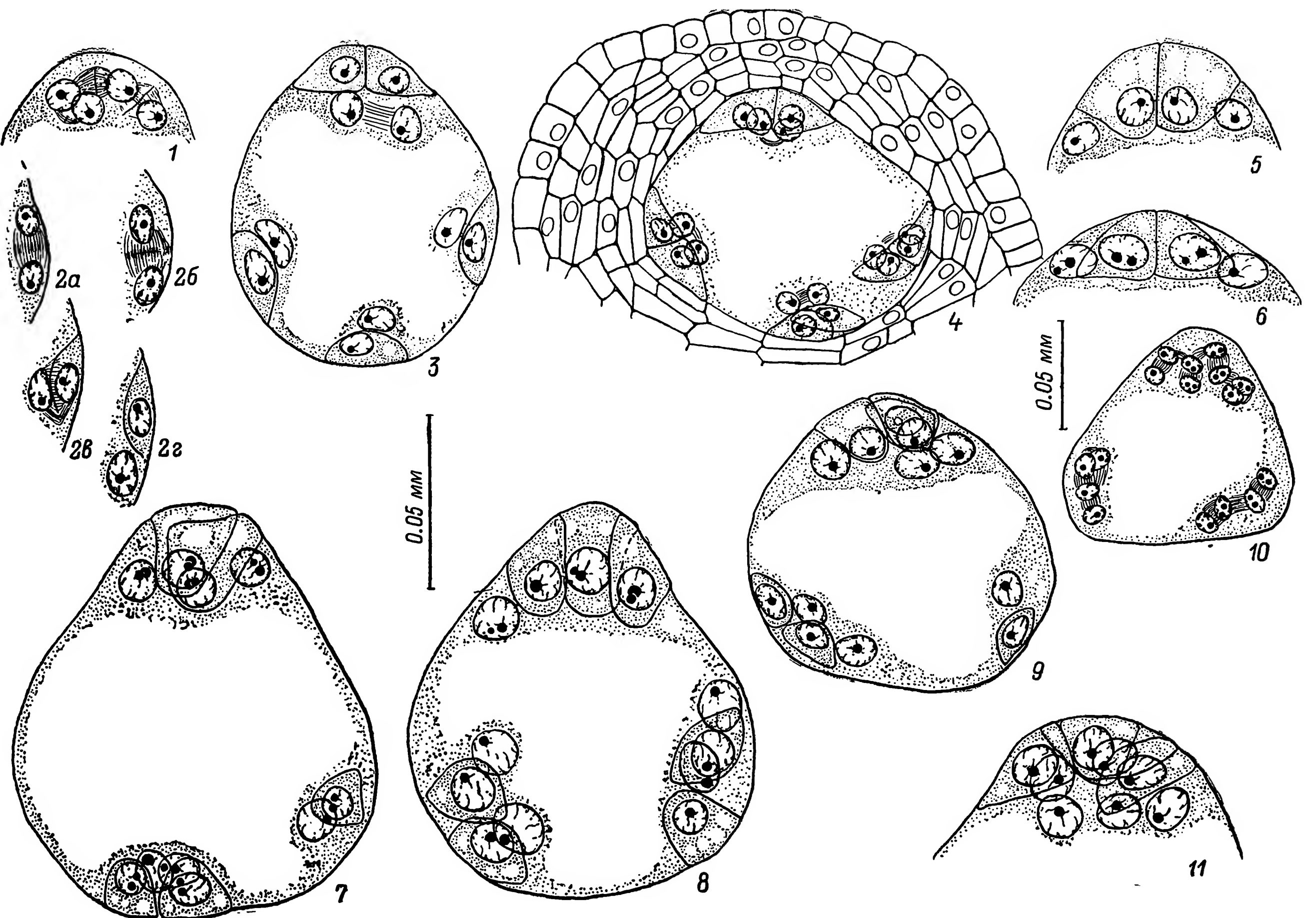


Рис. 3. Завершающие стадии онтогенеза зародышевого мешка *Peperomia* sp.

1, 10 — телофаза последнего деления; *2* — образование одиночной латеральной клетки; *3, 4* — зародышевые мешки вскоре после клеткообразования; *5—7* — 2-клеточные яйцевые аппараты; *8, 9* — 3-клеточные яйцевые аппараты; *11* — 4-клеточные яйцевые аппараты. *1—3, 7, 8* — *P. langsdorffii*; *4, 10, 11* — *P. magnoliifolia*; *5* — *P. maculosa*; *6* — *P. scandens*; *9* — *P. clusiifolia*.

noliifolia (рис. 3, *4*) и в микропилярной области *P. langsdorffii* (рис. 3, *3*). Насколько можно судить по наблюдавшимся нами картинам, ядра, находившиеся по концам 4-ядерных цепочек, в ходе клеткообразования смещаются к центру, причем между ними наблюдается образование зачатков вторичных фрагмопластов (рис. 3, *3*, *4*).

Судя по конечному результату, судьба этих вторичных фрагмопластов может быть различной. Как в микропилярной области, так и в других частях зародышевого мешка в 4-ядерных центрах клеткообразования могут возникать 2 или 3 клетки, при этом 2 или 1 ядро остаются свободными. Двуклеточные группы образуются, по-видимому, в том случае, когда второй дополнительный фрагмопласт не получает дальнейшего развития и исчезает подобно тому, как это имеет место в ходе развития зародышевого мешка на 4- и 8-ядерных стадиях. В условиях микропилярного выроста, где цитоплазма образует довольно большое скопление более плотной цитоплазмы, взаиморасположение двух пар телофазных ядер может варьировать в более широких пределах, чем в базальной части зародышевого мешка (рис. 2, *13*, *14*; 3, *1*). Очевидно, именно поэтому в микропилярной области, чаще чем в базальной, могут образовываться не только 2-, но и 3-клеточные группы.

Кроме 2-клеточных яйцевых аппаратов с двумя «верхними полярными» ядрами и 3-клеточных с одним полярным ядром, нами наблюдались (особенно часто у *P. clusiifolia*) 3-клеточные яйцевые аппараты с расположенными рядом тремя свободными ядрами (рис. 3, *9*). Насколько можно судить, формирование 3-клеточного яйцевого аппарата здесь было осуществлено на основе 6-ядерной микропилярной группы, причем 3 ядра остались свободными, а 3 вошли в состав клеток. У *P. magnoliifolia* и *P. maculosa* нередко наблюдаются 4-клеточные яйцевые аппараты. Как следует из рис. 3, *10*, *11*, их образование осуществляется в 8-ядерных полярных группах.

Вторичные фрагмопласты между соседними парами сопроизводных ядер появляются, однако, далеко не всегда. Вне микропилярного выступа чаще образуются не 4-, а 2-ядерные полярные группы. И в этом случае в телофазе последнего деления между сопроизводными ядрами нами наблюдалось возникновение тангентально ориентированного фрагмопласта (рис. 3, *2а*). В его экваториальной области образуется центробежно разрастающаяся клеточная пластинка (рис. 3, *2б*). На следующей наблюдавшейся нами стадии одно из ядер сохраняет пристенное положение в составе формирующейся клетки, а другое находится между этой клеткой и центральной вакуолью. Клеточная пластинка искривлена, на одной стороне она сомкнулась с оболочкой зародышевого мешка, а на другой — ее рост не завершен (рис. 3, *2в*). Клеткообразование завершается вычленением характерных для зародышевого мешка Peperomia-типа одиночных линзообразных латеральных клеток, рядом с которыми в постенном слое цитоплазмы располагаются свободные ядра (рис. 3, *2г*).

Клеточные оболочки только что возникших клеток весьма нежны, это отмечалось уже первыми исследователями зародышевого мешка пеперомий (Johnson, 1900; Campbell, 1901; Brown, 1908).

По предположению Никитичевой (1981), эти оболочки лишены целлюлозы и представляют собой цитоплазматические мембраны; электронно-микроскопические исследования Плющ (1982) подтверждают это. Как бы то ни было, оболочки клеток молодых зародышевых мешков видов рода *Peperomia* легко разрушаются фиксаторами и далеко не всегда различимы. Очевидно, этим объясняется то, что некоторые авторы изображали зрелые зародышевые мешки *Peperomia* совсем лишенными клеточной организации (см., например, Abele, 1923, 1924). В фазе созревания зародышевый мешок представителей рода *Peperomia* несколько разрастается, его ядра увеличиваются в размерах, а клетки (как микропилярные, так и латеральные) вакуолизируются (рис. 3, *3*, *7*, *8*).

При этом клетки яйцевого аппарата внешне мало отличаются друг от друга, а нередко кажутся совершенно идентичными (рис. 3, *5—8*).

Обсуждение результатов

Оценивая ход развития зародышевых мешков Peperomia-типа в целом, следует отметить, что наши данные подтверждают типичность тетраэдрического расположения ядер на 4-ядерной стадии. Известным постоянством отличаются положение и состав микропилярного полюса — на 4-ядерной стадии здесь обнаруживается 1 ядро, на 8-ядерной — 2, а после второго митоза образуется 4. В остальных частях зародышевого мешка расположение ядер на различных стадиях менее определенно.

Число, расположение и состав центров клеткообразования вне микропилярной области могут быть различными. В связи с этим возникает вопрос о времени и способе поляризации в зародышевых мешках Peperomia-типа.

Романов (1971) полагал, что поляризация в зародышевых мешках видов рода *Peperomia* осуществляется на 8-ядерной стадии и они являются, таким образом, мультиполярными. В то же время, согласно Martinoli (1948), у *P. maculosa* поляризация осуществляется на 4-ядерной стадии, совпадая по времени с фазой вакуолизации. Согласно Я. С. Модилевскому (1953 : 45), у видов рода *Peperomia* наблюдается асимметричная ложнооднополюсная организация зародышевого мешка и «лишь подобие однополярности, считая место яйцеклетки вблизи микропиле единственным полюсом зародышевого мешка».

Своеобразные взгляды по данному вопросу были высказаны Fagerlind (1939, 1944). Признавая типичность тетраэдрического расположения ядер в 4-споровом ценоците, он считает зародышевый мешок пеперомий первично 4-полюсным. В дальнейшем, по его мнению, происходит изменение поляризации — в ходе первого митоза исходные 4 полюса распадаются на 8 или 7, а при следующем делении могут образоваться и дополнительные полюса. На этом основании зародышевые мешки Peperomia-типа Fagerlind считает мультиполярными.

Согласно Романову (1971: 85), содержание фазы поляризации состоит в том, что «ядра занимают в зародышевом мешке места, которые являются местами образования полярных групп, чем и определяется число и расположение последних».

Мы полагаем, что в ходе развития зародышевого мешка Peperomia-типа единый момент образования всех полюсов определить, как правило, нельзя. Положение микропилярного полюса определяется обычно по окончании мейоза, когда одно из ядер регулярно занимает верхнюю часть мешка, где остаются далее и все его производные. В тех случаях, когда на 8-ядерной стадии все ядра располагаются попарно, а на 16-ядерной образуются четыре 4-ядерные группы, поляризация в зародышевом мешке в целом также осуществляется на 4-ядерной стадии. Однако в 4-ядерных полярных группах в ходе клеткообразования, по-видимому, могут формироваться только 2- или 3-клеточные группы, а не характерные для зародышевого мешка рода *Peperomia* одиночные латеральные клетки. Последние образуются в 2-ядерных полярных группах. «Зачатком» таких групп являются ядра, образующиеся после первого митоза.

Таким образом, положение и состав полюсов в зародышевом мешке определяются неодновременно: микропилярного и некоторых латеральных полюсов уже на стадии 4-ядерного ценоцита; латеральных полюсов, в которых формируются одиночные клетки, на 8-ядерной стадии. Причем образуют ли 2 соседних ядра 8-ядерного мешка 2 самостоятельных полюса или сформируют один общий за счет образования вторичного фрагмопласта — это определяется иногда только в ходе последнего деления в зависимости, в частности, от взаимной ори-

ентации веретен, крутизны стенки зародышевого мешка и толщины постенного слоя цитоплазмы.

Согласно нашим данным, возникновение клеток в зародышевом мешке рода *Peperomia* осуществляется в соответствии с выдвинутым Романовым (1981) положением о том, что клеткообразование в зародышевом мешке цветковых осуществляется в ходе последнего деления с помощью клеточных пластинок, закладывающихся между всеми соседними ядрами. Ни у одного из исследованных видов нам не удалось обнаружить стадию 16 свободных интерфазных ядер. При наличии в зародышевом мешке 16 ядер мы во всех случаях наблюдали ту или иную стадию клеткообразования или присутствие клеточной организации.

Существенно отметить, что образующиеся между сестринскими, а иногда и несестринскими ядрами фрагмопласты ориентированы всегда тангентально, как и предшествующие им веретена последнего митотического деления. Таким образом, полученные нами данные лишают фактической основы представления Fagerlind (1939, 1944) о заключительных стадиях развития зародышевого мешка Peperomia-типа, в частности его объяснение вариабельности соотношения числа свободных ядер и клеток в зародышевом мешке этого типа.

Существенно отметить, что заложения радиально ориентированных клеточных пластинок и их дальнейшего развития недостаточно для понимания способа вычленения клеток. Это особенно очевидно для способа образования одиночных латеральных клеток. Как видно из рис. 3, *2а—2г*, эти клетки образуются в процессе взаимодействия двух сопроизводных ядер. Вычленение линзообразной одиночной клетки осуществляется в результате несимметричного поведения этих ядер — одно из них остается на месте, а другое смещается к центру ценоцита. В дальнейшем это ядро скользит между центральной вакуолью и сопроизводными ядрами. В конце клеткообразовательного процесса остающееся свободным ядро вновь оказывается у стенки зародышевого мешка, только по другую сторону от отделившейся клетки.

Перемещения ядер имеют существенное значение и в 4-ядерных центрах клеткообразования. Эти перемещения не только содействуют вычленению клеток в ходе разрастания клеточных пластинок в двух первичных и одном вторичном фрагмопластах, но и, что более важно, обеспечивают возможность образования еще одного вторичного фрагмопласта между ранее далеко находившимися друг от друга ядрами. Функционирование двух первичных и одного вторичного фрагмопластов, которые наблюдаются в 4-ядерных центрах клеткообразования в начале процесса, достаточно для вычленения лишь двух клеток. Образование же дополнительного вторичного фрагмопласта обеспечивает возможность вычленения еще одной (третьей) клетки. Наиболее часто это реализуется, по-видимому, в микропилярном конце зародышевого мешка, хотя образование 3-клеточных групп не является редкостью и в латеральном положении. Таким образом, в зависимости от конкретной обстановки в одном и том же зародышевом мешке рода *Peperomia* могут образоваться 1-, 2- и 3-клеточные полярные группы.

Поскольку при образовании 3-клеточной полярной группы обычно остается свободным 1 ядро, а в случае 2-клеточной группы — 2, то соотношение числа 2- и 3-клеточных полярных групп в значительной степени определяет отношение числа клеток и свободных ядер.

Следует отметить, что свободные ядра, сопроизводные с ядрами клеток яйцевого аппарата, по завершении клеткообразования не покидают микропилярную часть зародышевого мешка. В зрелых зародышевых мешках эти ядра располагаются в скоплении более плотной цитоплазмы, прилегающей к клеткам яйцевого аппарата и соединяющейся с остальной цитоплазмой центральной клетки лишь тонкими постенными тяжами, далеко не всегда хорошо различимыми на препаратах. Истинный статус ядер микропилярной части зародышевого мешка установить по этой причине бывает часто нелегко.

В целом для онтогенеза зародышевого мешка Peperomia-типа характерно отсутствие жесткой определенности в распределении ядер на разных этапах, особенно в его базальной части. Система взаимодействия между ядрами в процессе клеткообразования может поэтому складываться различным способом, и в разных зародышевых мешках и даже в разных частях одного и того же мешка процесс протекает не вполне единообразно. В этом отношении ход развития зародышевого мешка Peperomia-типа заметно отличается от наиболее обычного для покрытосеменных Polygonum-типа, в онтогенезе которого расположение и дальнейшая судьба каждого элемента носят большей частью вполне закономерный, предсказуемый характер, а развитие и строение яйцевого аппарата в целом стабилизированы.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. — Киев: Наук. думка, 1982. 163 с. — *Гваладзе Г. Е.* Сравнительно-эмбриологическое исследование зародышевых мешков типов Polygonum, Oenothera, Allium, Fritillaria у некоторых растений: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1973. 54 с. — *Гваладзе Г. Е.* Зародышевый мешок Peperomia-типа. — В кн.: VII Всесоюз. симпозиум по эмбриол. растений. Ч. 3. Киев, 1978, с. 14—15. — *Гваладзе Г. Е.* Формирование зародышевого мешка *Peperomia rezediflora* Linden et Andre. — Изв. АН ГССР. Сер. биол., 1983, т. 9, № 2, с. 109—113. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 5, с. 655—680. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: ИЛ, 1954. 439 с. — *Модилевский Я. С.* Эмбриология покрытосемянных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 224 с. — *Никитичева З. И.* Семейство *Piperaceae.* — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых. — Л.: Наука, 1981, с. 84—90. — *Никитичева З. И., Яковлев М. С., Плющ Т. А.* Развитие семяпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у некоторых видов рода *Peperomia* (*Piperaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1388—1397. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Peperomia blanda* (*Piperaceae*). — Укр. бот. журн., 1982, т. 34, № 4, с. 30—36. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 72—113. — *Романов И. Д.* Зародышевый мешок. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука, 1981, с. 11—16. — *Смирнов А. Г.* Женский гаметофит покрытосеменных и его эволюция. Казань: Изд-во КГУ, 1982. 119 с. — *Abele K.* Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Piperaceen — *Peperomia verschaffeltii* Lem. und. *P. metallica* L. Linden et Rodigas. — Acta Univ. Latviensis, 1923, Bd 8, S. 371—398. — *Abele K.* Untersuchungen an Gametophyten von *Peperomia incana.* — Bot. Arch., 1924, vol. 7, N 3—4, S. 321—324. — *Brown W. H.* The nature of the embryo sac of *Peperomia.* — Bot. Gaz., 1908, vol. 46, N 8, p. 445—460. — *Campbell D. H.* A peculiar embryo sac in *Peperomia pellucida.* — An. Bot., 1899, vol. 13, N 52, p. 626. — *Campbell D. H.* The embryo sac of *Peperomia.* — An. Bot., 1901, vol. 15, N 57, p. 103—117. — *Fagerlind F.* Die Entwicklung des Embryosackes bei *Peperomia pellucida* Kunth. — Ark. Bot., 1939, Bd 29A, N 17, S. 1—15. — *Fagerlind F.* Bau und Entwicklung der *Gnetum* Gametophyten. — Kgl. Svensk Vet. Handl., 1941, ser. 3, Bd 19, N 8, S. 1—55. — *Fagerlind F.* Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für das Verständnis des Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosackes. — Ark. f. Bot., 1944, Bd 31A, N 11, S. 1—71. — *Fisher G. C.* Seed development in the genus *Peperomia.* — Bul. Tor. Bot. Club, 1914, vol. 41, N 3, p. 137—156, 221—241. — *Johnson D. S.* On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida.* — Bot. Gaz., 1900, vol. 30, N 1, p. 1—11. — *Johnson D. S.* Studies of the development of the *Piperaceae.* II. The structure and seed development of *Peperomia hispidula.* — Amer. J. Bot., 1914, vol. 1, N 7, p. 323—339; N 8, p. 357—397. — *Martinoli G.* Embryologia della *Peperomia maculosa* Hook. — Nuov. Giorn. Bot. Ital., n. s., 1948, vol. 55, N 2, p. 235—250. — *Murty Y. S.* Studies in the order *Piperales.* III. A contribution to the study of floral morphology of some species of *Peperomia.* — J. Indian Bot. Soc., 1959, vol. 38, N 1, p. 120—139.

Казанский государственный университет.

Получено 2 IV 1986.

SUMMARY

It has been established that the development of the 16-nuclear, 2-mitose embryo sac of Peperomia-type is not perfectly stabilized. It is manifested by the variation in the position, composition and the time of the appearence of the cell-formation centres «poles». Fairly stable are only the position and composition of the micropylar «pole», which appears at the four-nucleate stage. Cell formation takes place in the course of the last division in different polar groups (2-, 4-, 6- and 8-nucleate) when tangentially oriented primary and secondary phragmoplasts appear. The egg apparatus consisting of the two or three vacuolated cells similar in their structure is formed in the micropylar region from usually 4-nucleate polar group. This process depends upon concrete conditions. In the course of embryo sac maturation, free central cell nuclei remain at the place of their formation, never displaying any tendency to their association.

УДК 581 (4 : 47+8 : 821 : 48) : 582.675

Р. П. Чаудхари, В. И. Трифонова

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ И СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРИКАРПИЯ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕПАЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*)

R. P. CHAUDHARY, V. I. TRIFONOVA. MORPHOLOGY OF FRUIT AND COMPARATIVE ANATOMY OF PERICARP AND SEED COAT IN THE NEPAL SPECIES OF THE GENUS *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*)

Приводятся результаты изучения морфологии орешков и анатомического строения перикарпия и семенной кожуры 11 непальских представителей рода *Anemone*, а также 5 видов из сопредельных с Непалом территорий. Проведенные исследования выявили диагностическое значение ряда анатомических признаков и показали возможность их применения для решения спорных вопросов систематики и филогении. Выяснилось, что структура перикарпия и семенной кожуры весьма разнообразна и имеет особые характерные черты для каждой группы видов и даже отдельных видов. Основные различия наблюдаются в числе слоев и форме клеток эндокарпия и размерах и форме клеток внутреннего слоя тесты. На основании этих признаков мы разделили все исследованные нами виды на 5 групп, в основном соответствующих таксономическим делениям W. T. Wang (1980). Как оказалось, наиболее примитивное строение перикарпия и семенной кожуры наблюдается у группы гималайских видов (Sect. *Himalayicae*), характеризующихся многослойными и слабо дифференцированными покровами. *A. vitifolia*, четко отличающуюся по структуре перикарпия и тесты от всех исследованных нами видов рода *Anemone*, мы считаем возможным оставить в пределах ряда *Anemonospermos* (DC.) Ulbr., а близкую ей *A. rupicola* выделить в самостоятельный ряд *Rupicolae* Tamura. В секции *Omalocarpus* мы вслед за E. Ulbrich (1906) и M. Tamura (1967) принимаем 2 самостоятельные группы в ранге ряда: *Involucratae* Ulbr. и *Involucellatae* Ulbr.

Форма орешков и характер их поверхности издавна применялись в систематике рода *Anemone*. Так, A. P. De Candolle (1818), первым создавший систему рода *Anemone*, положил эти признаки в ее основу и разделил род на 6 секций: 4 из них составляют род *Anemone* в современном объеме, а 2 соответствуют роду *Pulsatilla*. Последующие исследователи (Spach, 1839; Pritzel, 1841; Ledebour, 1842; Hooker, Thomson, 1855; Janczewski, 1890, 1892, 1896; Ulbrich, 1906; Юзепчук, 1937; Tamura, 1967; Wang, 1980) продолжали использовать различия в форме плодиков и характер их поверхности для своих таксономических построений.

Работы, посвященные изучению анатомического строения перикарпия и семенной кожуры рода *Anemone*, весьма немногочисленны. Впервые упоминание о строении семенной кожуры одного из видов рода *Anemone*, а именно *A. vitifolia*, мы находим у J. Godfrin (1880). В 1892 г. E. Janczewski приводит рисунки строения перикарпия для 4 видов, в том числе для *A. rivularis* и *A. narcissiflora*, исследованных нами. Позднее H. Lonay (1901) дает описание строения перикарпия и семенной кожуры уже для 8 видов рода *Anemone*, для 6 из которых он приводит рисунки, и в частности для интересующих нас *A. vitifolia*, *A. nemorosa* и *A. narcissiflora*. В сравнительно недавно вышедшей работе С. Ф. Пономаренко и Т. Б. Берестецкой (1981), посвященной изучению перикарпия и

семенной кожуры видов сем. *Ranunculaceae* с односемянными нераскрывающимися плодиками, приводятся описания, микрофотографии и статистические сведения о количественных различиях в структуре перикарпия и спермодермы для 4 видов рода *Anemone*. Данные общего порядка, касающиеся этого рода, можно найти в сводках F. Netolitzky (1926), G. Kühn (1928) и E. J. H. Corner (1976).

Мы изучили анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры всех непальских видов рода *Anemone*, за исключением *A. fuscopurpurea*, орешки которого нам, к сожалению, не удалось получить. Кроме того, для сравнения мы исследовали ряд видов из секций *Sylvia* и *Begoniifolia*, стараясь брать представителей этого рода с сопредельных с Непалом территорий.

Материалом для исследования послужили гербарные образцы, собранные Р. П. Чаудхари в Непале и другими коллекторами и хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE), а также в Гербариях других стран (BM, CAL, DD, K, KATH, S). В каждом отдельном случае мы старались исследовать плодики растений из разных популяций. Для краткости в тексте цитируются только те из них, с которых были сделаны рисунки или микрофотографии. Применяемая методика подробно описана ранее В. И. Трифоновой (1971). Микрофотографии были выполнены на электронном сканирующем микроскопе JSM-35C и на световом микроскопе с микрофотонасадкой ФМН-2.

Род *Anemone* L.

Орешки сравнительно некрупные, от 2 до 10 мм дл., от продолговато-эллипсоидальных до обратнояйцевидных, иногда плоские, окаймленные крылом (секция *Omalocarpus*), с прямым или прижатым к плодику носиком разной длины и формы. Боковая полоска более или менее заметна. Окраска плодиков варьирует от желтовато-бежевой до темно-коричневой. Опушение представлено волосками разного типа, реже плодики голые, с гладкой или рельефной поверхностью: морщинистой, бороздчатой или бугорчатой. У ряда видов встречаются элайосомы. В поперечном сечении плодики от округлых и овальных до удлиненно-лентовидных, с выростами в месте прохождения проводящих пучков и иногда с небольшими ребрами (*A. elongata*, *A. smithiana* и *A. polyanthes*).

Для большинства представителей рода *Anemone* характерен хорошо развитый и дифференцированный на слои перикарпий, выполняющий функции защиты и частично всасывания и переноса влаги, и значительно более тонкая, слабо дифференцированная, гистологически упрощенная семенная кожура. Исключение составляет лишь *A. vitifolia* с тестой, превышающей по толщине перикарпий. Перикарпий состоит, как правило, из одного слоя экзокарпия, нескольких слоев мезокарпия и 1—2, редко более слоев эндокарпия. Число слоев эндокарпия всегда увеличивается в месте прохождения проводящих пучков. Экзокарпий представлен слоем хорошо различимых крупных клеток с утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутикулы. У *A. narcissiflora* и *A. demissa* эти утолщения весьма значительны. Реже утолщены и внутренние стенки этих клеток (*A. rivularis*). Из некоторых клеток экзокарпия образуются волоски, создающие опушенность поверхности плодиков. Мезокарпий состоит из нескольких слоев, как правило, более крупных, тонкостенных клеток, часто сильно сжатых и, так же как и клетки экзокарпия, заполненных темноокрашенным гидрофильным содержимым. Редко наружный слой мезокарпия также с утолщенными наружными стенками (*A. rivularis*). Эндокарпий представлен одним или более слоями пустых механических клеток, как правило, с равномерно утолщенными стенками. Иногда утолщены только внутренние и боковые стенки, и тогда на поперечном срезе они имеют форму подковы или буквы «U». Относительно тонкостенный эндокарпий характерен для группы гималайских

видов (секция *Himalayicae*). У ряда видов в перикарпии встречаются клетки-гидроциты (*A. rivularis* и *A. begoniifolia*) и идиобласты, содержащие флобафены. Между перикарпием и семенной кожурой хорошо заметен слой кутикулы.

Семена в поперечном сечении округлые или овальные, повторяющие форму поперечного среза плодика. Проводящий пучок в семенной кожуре доходит до халазы и там разветвляется, реже продолжается в интегументе, и тогда на поперечном срезе видны 2 проводящих пучка, расположенных один против другого (секция *Himalayicae*). Семенная кожура немногослойная и представлена 3—6 слоями, реже большим числом слоев (секция *Himalayicae*), как правило, сильно сжатых. Часто различим только наружный слой тесты с тангенциально вытянутыми клетками с тонкими или слегка утолщенными наружными стенками. Мезотеста состоит из крупных, тонкостенных, сжатых клеток. Иногда они разрастаются, образуя ребра. Эндотеста у большинства изученных нами видов представлена удлиненными клетками со своеобразными сталактитовыми утолщениями стенок, покрытыми с внутренней стороны кутикулой. У *A. vitifolia* эти клетки очень крупные слегка тангенциально вытянутые с подковообразными утолщениями. У ряда видов (*A. begoniifolia* и др.) в тесте встречаются клетки-гидроциты. Тонкостенная эндотеста наблюдалась лишь у *A. nemorosa* и *A. griffithii*. Между тестой и эндоспермом довольно часто заметны 1—2, редко более слоев пустых тонкостенных клеток — остатков нуцеллуса. Клетки эндосперма довольно крупные, толстостенные, наполнены маслянистым содержимым и алейроновыми зернами. В зрелом семени эндосперм занимает большую его часть, кроме незначительной области у зародыша, где клетки его разрушаются.

Sect. *Rivularidium* Jancz.

К этой секции Janczewski (1890) отнес растения с орешками голыми, довольно крупными, суживающимися в более или менее крючковидный носик. В Непале произрастает один вид из этой секции — *A. rivularis* Buch.-Ham. ex DC. с довольно крупными (до 1 см дл.) светлоокрашенными голыми орешками своеобразной формы: продолговато-цилиндрическими, слегка уплощенными и постепенно суживающимися в довольно длинный (2 мм) крючковато изогнутый носик (табл. I, *A*). Поверхность его испещрена неярко выраженными продольными морщинками (табл. II, *A*).

В поперечном сечении орешек имеет форму неправильно-широкого овала (рис. 1, *A*). По строению перикарпия, довольно мощного (до 170—210 мкм толщ.), этот вид четко отличается от всех остальных исследованных нами видов рода *Anemone*. Основные различия наблюдаются в числе слоев эндокарпия и степени утолщения клеточных стенок экзокарпия и мезокарпия (рис. 2, *A*; табл. III, *A*). Экзокарпий представлен слоем тангенциально вытянутых, крупных клеток с довольно сильно утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутикулы. Несколько утолщены и внутренние стенки этих клеток, так же как и наружные стенки прилегающего к нему слоя мезокарпия. Мезокарпий немногослойный (3—4 слоя), состоит из более крупных, чем экзокарпий, часто сильно сжатых тонкостенных тангенциально вытянутых клеток, наполненных, как и клетки экзокарпия, темноокрашенным гидрофильным содержимым. В экзокарпии, мезокарпии и наружных слоях эндокарпия встречаются отдельные клетки — гидроциты со своеобразными утолщениями клеточных стенок. Кроме того, как в перикарпии (в наружных слоях мезокарпия), так и в семенной кожуре наблюдаются отдельные идиобласты, содержащие флобафены. Эндокарпий многослойный, состоит из 5—7 (до 10) слоев механической ткани типа склереид, представленных пустыми клетками с равномерно утолщенными стенками, пронизанными порами.

Семя в поперечном сечении округлое с небольшим выступом в месте прохождения проводящего пучка. Теста сравнительно тонкая (35—45 мкм), 4—6-слойная. Клетки наружного слоя, как правило, пустые, тангенциально вытянутые

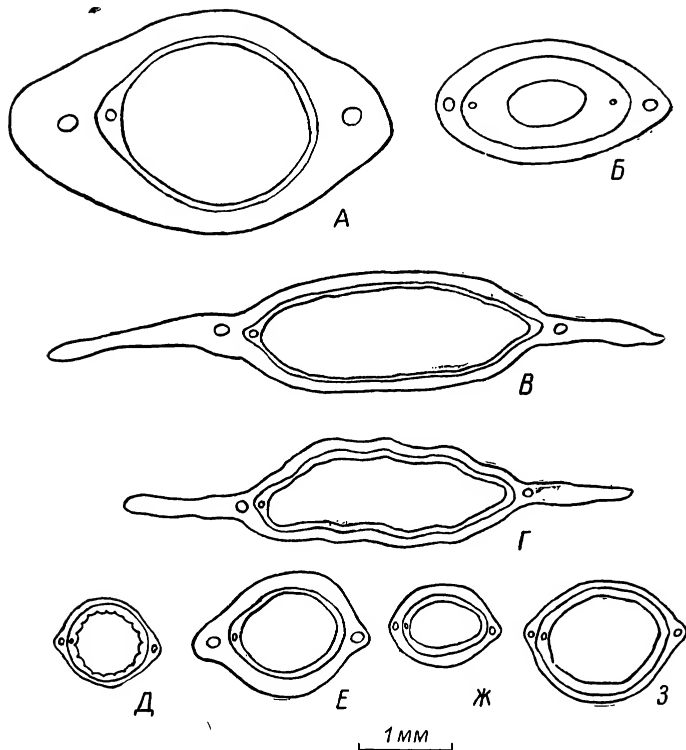


Рис. 1. Поперечные срезы перикарпия и семенной кожуры видов рода *Anemone* (схема).
А — *A. rivularis*, *Б* — *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, *В* — *A. narcissiflora*, *Г* — *A. polyanthes*, *Д* — *A. vitifolia*, *Е* — *A. rupicola*, *Ж* — *A. nemorosa*, *З* — *A. begoniifolia*.

со слегка утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутикулы. Внутренние слои часто сильно сжаты и наполнены темноокрашенным гидрофильным содержимым. Самый внутренний слой из удлиненных клеток со сталактитообразными утолщениями стенок. Эндосперм прилегает непосредственно к семенной кожуре.

Изученный образец: W. Nepal, Chakhure lekh, 3400 m, 19 Sept. 1982, N 8976, Manandhar and Bhattarai (KATH).

Sect. *Anemone*

В Непале произрастают 2 вида из этой секции: *A. rupicola* и *A. vitifolia*. У обоих плодики покрыты длинными волосками, более короткими у основания носика, где они образуют нечто вроде воротника из густых щетинистых волосков (табл. I, *Б*). De Candolle (1818) отнес *A. vitifolia* в секцию *Anemonospermos*, в которую включил еще 7 видов, из них большая часть была перенесена последующими авторами в другие секции. Позднее J. Hooker и T. Thomson (1855) выделили *A. vitifolia*, *A. rupicola* и *A. biflora* в самостоятельную секцию *Eriocephalus*, отметив при этом близость *A. rupicola* к евразиатской *A. sylvestris*, отнесенной De Candolle (1818) в секцию *Anemonanthea*. Ulbrich в 1906 г. принимает секцию *Eriocephalus* Hook. f. et Thoms. и выделяет *A. vitifolia*, *A. rupicola* и *A. sylvestris* в самостоятельный ряд *Anemonospermos* DC. Внутри ряда Ulbrich выделяет 2 группы, не придавая им таксономического ранга (к одной он относит *A. vitifolia* и *A. japonica*, а к другой — *A. rupicola* и *A. sylvestris*), различая их по высоте растений и длине плодоножки. Так как единственным видом этого ряда,

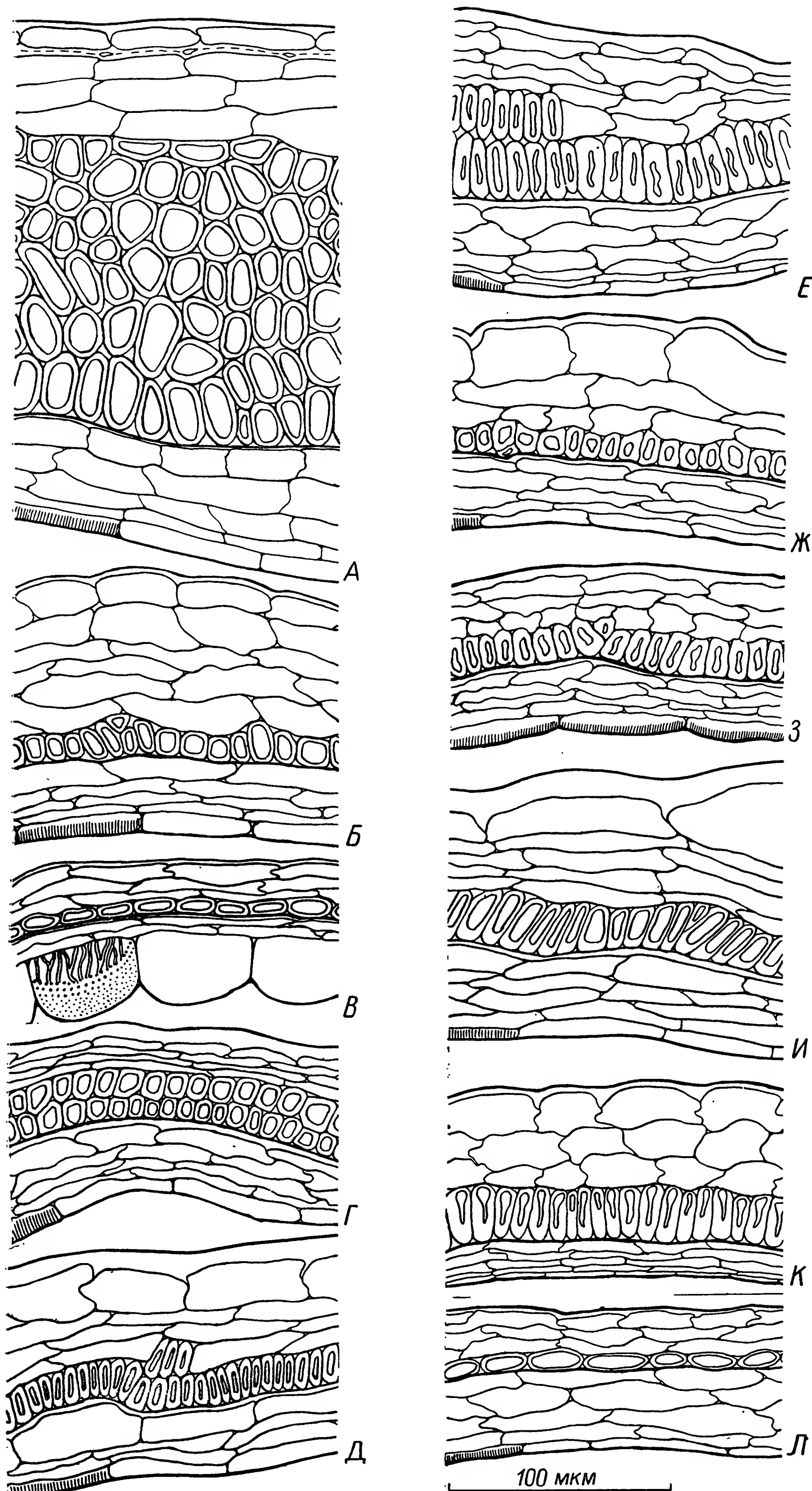


Рис. 2. Поперечные срезы перикарпия и семенной кожуры видов рода *Anemone*.

А — *A. rivularis*, *Б* — *A. rupicola*, *В* — *A. vitifolia*, *Г* — *A. narcissiflora*, *Д* — *A. smithiana*, *Е* — *A. demissa*, *Ж* — *A. polyanthes*, *З* — *A. elongata*, *И* — *A. tetrasepala*, *К* — *A. nemorosa*, *Л* — *A. begoniifolia*.

включенным De Candolle (1818) в секцию *Anemonospermos*, является *A. vitifolia*, правильным будет считать его лектотипом этого ряда. Такой же точки зрения придерживается и Tamura (1967), выделивший группу видов, близких к *A. rupicola*, в самостоятельный ряд *Rupicolae* (без латинского диагноза). *A. vitifolia*, резко отличающуюся по структуре перикарпия и семенной кожуры от всех исследованных как нами, так и предыдущими авторами видов рода *Anemone*, мы считаем возможным оставить в пределах ряда *Anemonospermos* (DC.) Ulbr., а *A. rupicola* выделить в самостоятельный ряд.

Ser. *Anemonospermos* (DC.) Ulbr.

Растения высокие, до 1.5 м. Соцветие 3—10-цветковое, полузонтиковидное. Орешки мелкие (2—4 мм дл.), продолговато-эллипсоидальные, на длинной плодоножке. Перикарпий 4—5-слойный, тонкий; эндокарпий из овальных клеток с несильно утолщенными стенками. Теста 3-слойная, превышает по толщине перикарпий, с очень крупными, равными по толщине перикарпию клетками эндотесты, с подковообразными утолщениями.

A. vitifolia Buch.-Ham. ex DC. имеет орешки с коротким носиком (табл. I, *Б*) и морщинистой поверхностью под густыми покрывающими орешки волосками (табл. II, *Б*). В поперечном сечении плодики округлые (рис. 1, *Д*). Перикарпий тонкий, всего 20—30 мкм толщ., 4—5-слойный (рис. 2, *В*; табл. III, *Б*). Клетки экзокарпия тангенциально вытянутые с несильно утолщенными наружными стенками, покрытыми кутикулой. Мезокарпий 2—3-слойный, он, так же, как и экзокарпий, заполнен темноокрашенным гидрофильным содержимым, состоит из тонкостенных сильно сжатых клеток, эндокарпий — из 1 слоя овальных клеток с несильно утолщенными стенками.

Семя в поперечном сечении округлое, с одним проводящим пучком. Lonay (1901) сообщает о наличии 2 пучков у этого вида. Однако мы в обеих исследованных нами популяциях данного вида наблюдали только один проводящий пучок. Семенная кожура 3-слойная, превышающая по толщине (30—35 мкм) перикарпий, четко отличающаяся как от семенной кожуры предыдущего вида, так и от всех остальных исследованных видов рода *Anemone* очень крупными (до 30—33 мкм выс.) слегка тангенциально вытянутыми клетками внутреннего слоя тесты с подковообразными утолщениями, пропитанными гидрофильным содержимым. Эндосперм непосредственно прилегает к тесте.

Изученные образцы: Nepal orient, J. D. Hooker (K); India: Garhwal, 18 Jan. 1864, Herb. Falconer (LE).

Ser. *Rupicolae* Tamura, 1967, Sci. Rep. (Osaka Univ.), 16, 2 : 27, descr. angl.

Plantae humiles, 10—30 cm alta, inflorescentia 1—2-flora; achenae oblongo-ellipsoidae, ad 6 mm longae, breve pedunculatae. Pericarpium 5—6-stratosum. Exocarpium e cellulis paulum tangentialiter provectis cum parientibus exteris paulum incrassatis. Endocarpium e cellulis aequaliter incrassatis, paulum radialiter provectis vel subquadratis. Testa 4—5-stratosa, testa pericarpio sesquiduplo tenuior. Endotesta e cellulis oblongis, incrassationibus ad genus typicis.

A. rupicola Cambess. характеризуется сравнительно некрупными (до 6 мм дл.), продолговато-эллипсоидальными орешками с носиком со спирально закрученной верхушкой. На поперечном срезе орешки имеют округлую форму с небольшими выростами в месте прохождения проводящих пучков (рис. 1, *Е*). Перикарпий, как правило, 5—6-слойный, 50—75 мкм толщ. (рис. 2, *Б*; табл. III, *В*). Экзокарпий представлен слоем слегка тангенциально вытянутых клеток с несильно утолщенными наружными стенками, покрытыми кутикулой. Мезокарпий 4—5-слойный. Эндокарпий состоит из одного слоя равномерно утолщенных радиально вытянутых или почти квадратных клеток. Семя в поперечном сечении округлое, с одним проводящим пучком. Семенная кожура тонкая, до 35 мкм толщ., 4—5-слойная и состоит из сильно сжатых тангенциально вытяну-

тых тонкостенных клеток. Внутренний слой тесты представлен удлиненными клетками со сталактитовидными утолщениями на стенках. Эндосперм непосредственно примыкает к тесте.

Изученные образцы: Nepal, Lulo Khola, 4270 m, N 3491, Polunin, Sykes and Williams (KATH); India, N. W. Himalayas, Dhauli valley, 3660—3965 m, 3 Sept, 1884, J. F. Duthie (LE).

К этому ряду относится и *A. sylvestris*, исследованная Lonay (1901) и близкая по анатомо-морфологической структуре перикарпия и семенной кожуры к *A. rupicola*.

Sect. *Himalayicae* (Ulbr.) Juz.

Группа гималайских видов была впервые выделена Ulbrich (1906) в ранге ряда и отнесена вместе с рядами *Kilimandsharicae* Ulbr. и *Begoniifolia* Ulbr. к секции *Pulsatilloides* DC. Позднее Tamura (1967 : 27) относит 6 видов с плодиками «слегка сжатыми, бескрылыми, покрытыми жесткими волосками или реже с плоскими слегка крылатыми плодиками, такими же как в подсекции *Omalocarpus*», и распространенными в альпийской зоне Гималаев, Тянь-Шаня и Западного Китая в качестве подсекции *Himalayicae* в секцию *Omalocarpus*. Мы рассматриваем эту группу видов вслед за С. В. Юзепчуком (1937) и W. T. Wang (1980) в ранге самостоятельной секции — *Himalayicae*.

Из произрастающих в Непале 4 видов с 7 подвидами мы исследовали следующие 4 вида и 5 подвидов: *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, *A. obtusiloba* subsp. *omalocarpella*, *A. rupestris* subsp. *rupestris*, *A. rupestris* subsp. *polycarpa*, *A. geum* subsp. *ovalifolia*, *A. trullifolia*. По строению перикарпия и семенной кожуры они составляют совершенно обособленную группу. Основные различия выражаются в наличии мощных покровов (перикарпия и особенно тесты), эндокарпия с незначительно утолщенными стенками и двух проводящих пучков в тесте.

A. obtusiloba D. Don subsp. *obtusiloba* характеризуется некрупными, до 7 мм дл., темно-коричневыми, широкоэллипсоидальными, слегка сжатыми, покрытыми густыми жесткими волосками орешками с крючковидно загнутым носиком и неясно выраженной сетчатой поверхностью (табл. I, *Е*; II, *В*). Следует отметить большую вариабельность этого вида по размерам, форме и характеру опушения плодика, так же как по размерам и форме носика.

В поперечном сечении плодики овальные с небольшими выступами в месте прохождения проводящих пучков (рис. 1, *Б*). Перикарпий в незрелых семенах насчитывает 11—12 слоев. В зрелом семени он менее мощный (160—170 мкм толщ.) и представлен 4—5 слоями. Экзокарпий состоит из пустых или наполненных темноокрашенным содержимым, очень крупных, слегка радиально вытянутых клеток с несильно утолщенными наружными стенками (рис. 3, *А*; табл. IV, *А*). Эндокарпий представлен одним слоем очень мелких квадратных клеток с извилистыми, незначительно утолщенными стенками.

Семя в поперечном сечении овальное с 2 проводящими пучками. Семе́нная кожура в незрелом семени насчитывает до 14 клеточных слоев. В зрелом семени она 7—8-слойная, мощная (до 200 мкм толщ.). Наружный слой представлен сравнительно крупными, несколько вытянутыми в тангенциальном направлении клетками со слегка утолщенными наружными стенками. Остальные слои из крупных, тонкостенных, сильно сдавленных клеток, заполненных содержимым. Эндотеста — из удлиненных клеток, заполненных гидрофильным содержимым. Тонкий слой кутикулы хорошо заметен на наружной стороне экзокарпия, между перикарпием и тестой и на внутренней стороне эндотесты. Местами сохраняется нуцеллус из 1—2 слоев пустых клеток.

Изученные образцы: Nepal, Kanrang La, lat. 27°25′ N, long. 88°03′ E, 3810 m, 17 June 1969, N 715; L. H. J. Williams (BM); Gosainthan, 4000 m, 15 July 1985, N 170, R. P. Chaudhary (LE); India, N. W. Himalaya, 2135—3050 m, May 1881, D. Brandis, s. n. (S).

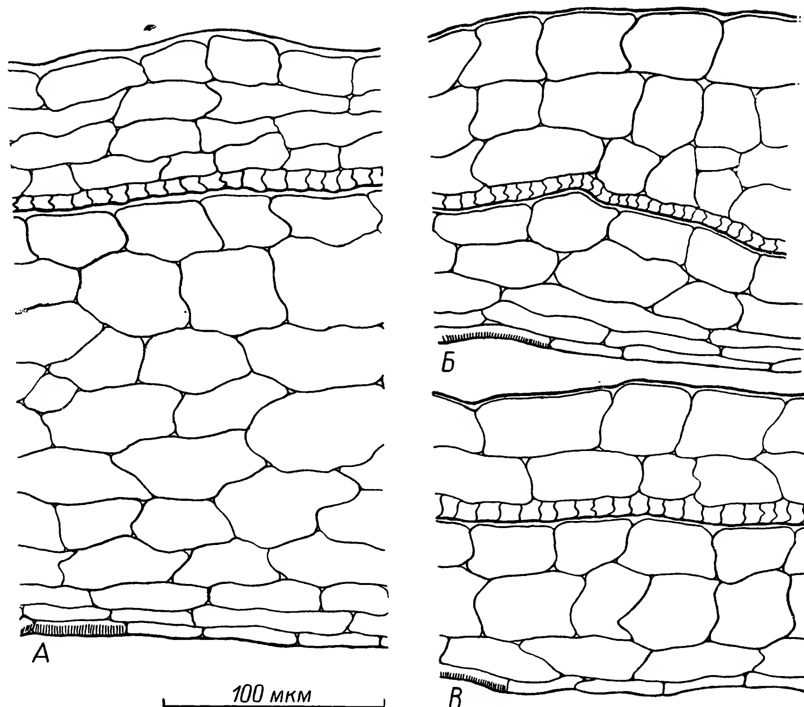


Рис. 3. Поперечные срезы перикарпия и семенной кожуры видов рода *Anemone*.
А — *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, *Б* — *A. geum* subsp. *ovalifolia*, *В* — *A. trullifolia*.

A. obtusiloba D. Don subsp. *omalocarpella* Brûhl. имеет орешки сходной формы, но несколько меньших размеров (до 5 мм дл.), более сильно сжатых и покрытых редкими жесткими волосками (табл. I, *В*). Плодики в поперечном сечении узкоовальные. По структуре и размерам перикарпия и семенной кожуры данный подвид не отличается от типового подвида.

Изученные образцы: Nepal, Chandanbari, 3050 m, 15 July 1985, N 108, R. P. Chaudhary (LE); Chandanbari, 2740 m, 13 June 1969, N 13099, Saman and Bista (KATH).

У *A. rupestris* Wall. ex Hook. fil. et Thoms. subsp. *rupestris* — орешки, сходные с *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba* по размерам (до 7 мм дл.), но несколько более плоские: от эллипсоидальных до узкоэллипсоидальных, голые, с прямым или крючковатым носиком. На поперечном срезе плодики имеют узкоовальную форму. К сожалению, в нашем распоряжении были только недозрелые плодики. Перикарпий 60—80 мкм толщ., 5—6-слойный. Экзокарпий состоит из крупных, тангенциально вытянутых, с утолщенными наружными стенками клеток. Эндокарпий — из мелких, не до конца сформированных клеток с незначительно утолщенными извилистыми стенками.

Семя в поперечном сечении узкоовальное с двумя проводящими пучками. Семенная кожура довольно мощная (90—130 мкм толщ.), 6—7-слойная. Внутренний слой тесты полностью не дифференцирован. Остатки нуцеллуса сохраняются в виде одного-двух слоев пустых клеток.

Изученные образцы: Nepal, Chhulema, Dolkha dist. 3700 m, 20 July 1977, K. R. Rajbhandari (KATH); Khimtishir, 3965—4270 m, 1930, N 487, Capt. Lall Dhwoj (BM); Rambrong, Lamjung Himal, 3810—4115 m, June 1954, N 6123, Stainton, Sykes and Williams (KATH).

A. rupestris subsp. *polycarpa* (Evans) W. T. Wang — орешки мелкие (до 2.5 мм дл.), в разной степени опушенные, эллипсоидальные, со слегка крючковидно

изогнутым носиком. По структуре перикарпия и семенной кожуры этот подвид близок к типовому подвиду.

Изученные образцы: Nepal, Lamjung Himal, 4420 m, 13 July 1954, N 6326, Stainton, Sykes and Williams (KATH); India: Bhutan, Laya, 3505 m, 8 June 1949, N 16457, Ludlow and Sherriff (BM).

A. geum Lévl. subsp. *ovalifolia* (Brühl) Chaudhary — орешки узкоэллипсоидальные (до 4.5 мм дл.), в поперечном сечении узкоовальные, с косым носиком, опушенные длинными жесткими волосками. Перикарпий 70—90 мкм толщ., 4—5-слойный (рис. 3, *Б*). Экзокарпий представлен довольно крупными почти изодиаметрическими клетками, эндокарпий — клетками со слабо утолщенными извилистыми стенками.

Семя в поперечном сечении овальное. Семенная кожура 50—70 мкм толщ., 3—5-слойная. Эндотеста представлена удлиненными клетками с типичными для рода утолщениями. Остатки нуцеллуса сохраняются в виде 1—2 слоев пустых клеток.

Изученные образцы: Nepal, Basia banjang, 4700 m, 6 Aug. 1973, N 2728, S. Einarsson, L. Skârby, B. Wetterhall (BM).

A. trullifolia Hook. fil. et Thoms. — орешки некрупные, до 4.5 мм дл., продолговато-эллипсоидальные с очень длинным (до 2.5 мм дл.) крючковидным носиком, густоопушенные жесткими волосками. В поперечном сечении овальные. Перикарпий немногослойный (2—3 слоя) и соответственно более тонкий (25—40 мкм). Экзокарпий состоит из довольно крупных клеток, слегка тангенциально вытянутых или почти изодиаметрических. Эндокарпий — из мелких клеток с незначительно утолщенными извилистыми стенками (рис. 3, *В*).

Семя в поперечном сечении овальное. Семенная кожура (30—40 мкм толщ.) 3—4-слойная.

Изученные образцы: Nepal, Tamur valley, Mewa khola, Topke gola, 4115 m, 14 May 1956, N 262, J. D. A. Stainton (BM); China: Tibetian plateau, 4270 m, 1924, R. W. G. Hingston (K).

Sect. *Omalocarpus* DC.

Ser. *Involucratae* Ulbr.

Соцветие зонтиковидное, плодики плоские, почти округлые или овальные, часто крылатые, голые, с маленьким прижатым к плодику или прямым носиком. В Непале произрастают 2 вида из этой группы — *A. demissa* и *A. smithiana*. Кроме них, были исследованы плодики евразиатского вида *A. narcissiflora* — типа этого ряда. Общим для этих видов оказалось наличие экзокарпия с довольно сильно утолщенными наружными стенками. В то же время эти виды прекрасно различаются между собой числом слоев и формой клеток эндокарпия.

A. narcissiflora L. — орешки плоские, овальные, окаймленные широким и тонким крылом, с коротким прижатым носиком. На поперечном срезе плодики овальные, с узкими крыловидными выступами в месте прохождения проводящих пучков (рис. 1, *В*). Перикарпий 5—6-слойный, 45—60 мкм толщ. (рис. 2, *Г*). Janczewski (1896) приводит 6 слоев, а Lonay (1901) — 8. Экзокарпий представлен некрупными тангенциально вытянутыми клетками, как уже упоминалось, с сильно утолщенными наружными стенками. Мезокарпий — из 2—3 слоев сильно сжатых тонкостенных клеток, наполненных, так же как и клетки экзокарпия, темноокрашенным содержимым. Эндокарпий — из 2, редко более слоев равномерно утолщенных квадратных или слегка радиально вытянутых клеток механической ткани.

Семя в поперечном сечении овальное, в наших образцах с одним проводящим пучком. В литературе имеются указания на наличие как одного (Lonay, 1901), так и двух проводящих пучков (Kumazawa, 1930). Семенная кожура тонкая

(25—40 мкм) 5-слойная. Наружный слой состоит из некрупных клеток с довольно заметно утолщенными наружными стенками, внутренний — из крупных тангенциально вытянутых клеток с типичными для этого рода утолщениями стенок. Вся теста заполнена гидрофильным содержимым. Между тестой и эндоспермом наблюдаются 1—2 слоя пустых клеток — остатков нуцеллуса.

Изученный образец: China, 3050 m, 1876, sine coll. (LE).

A. demissa Hook. fil. et Thoms. имеет плодики подобной формы, но несколько меньших размеров, до 7 мм, голые с бугорчатыми выростами на поверхности, выполняющими функцию всасывания воды (табл. I, *Ж*; II, *Д*).

Перикарпий 50—60 мкм толщ., 4—6-слойный (рис. 2, *Е*; табл. IV, *Б*), отличается от предыдущего вида формой равномерно утолщенных клеток эндокарпия — более крупных и радиально вытянутых, а не квадратных, как у *A. narcissiflora*.

Семенная кожура 25—40 мкм толщ., 4—5-слойная. Клетки эндотесты значительно меньше, чем у *A. narcissiflora*. Остатков нуцеллуса не обнаружено.

Изученные образцы: Sikkim, Himalaya, 1892, C. A. Gammie (CAL); Sikkim, Lachen, 3965—4880 m, alpine, J. D. Hooker (K).

A. smithiana Lauener et Panigrahi — орешки плоские, широкоовальные, с коротким носиком, до 8 мм дл. и 5 мм шир. (табл. I, *Г*). В поперечном сечении плодики узкоовальные, с узкими крыловидными выростами в месте прохождения проводящих пучков и с небольшими ребрами. Этот вид, близкий к *A. narcissiflora* и *A. demissa* по морфологическим признакам, достаточно четко отличается от них по структуре перикарпия и семенной кожуры, размерам клеток экзо- и эндокарпия и по наличию одного слоя механической ткани в перикарпии. Перикарпий 5-слойный, 60—70 мкм толщ. (рис. 2, *Д*). Экзокарпий представлен некрупными тангенциально вытянутыми клетками с сильно утолщенными наружными стенками. Эндокарпий 1-слойный, состоит из радиально вытянутых равномерно утолщенных клеток.

Семя в поперечном сечении узкоовальное с 1 проводящим пучком. Семенная кожура компактная, 25—30 мкм толщ., 4—5-слойная. Паренхимные слои, разрастаясь, образуют ребра. Эндотеста состоит из удлиненных клеток с типичными для рода утолщениями стенок. Остатки нуцеллуса не обнаружены.

Изученный образец: Bhutan, Pangla, 4420 m, 18 Aug. 1933, N 463, Ludlow and Sherriff (BM).

Ser. *Involucellatae* Ulbr.

К этой группе относятся растения с полузонтиковидными соцветиями и плоскими плодиками от широкоовальных до округлых, гладкими (*A. elongata*) (табл. I, *Д*) или покрытыми редкими короткими волосками (*A. polyanthes*). Ulbrich (1906) отнес к этому ряду 3 вида, 2 из которых (*A. polyanthes* и *A. elongata*) встречаются в Непале, а третий (*A. tetrasepale*) в Западных Гималаях.

A. polyanthes D. Don — со сравнительно крупными (до 10 мм дл.), плоскими, широкоовальными, почти округлыми, окаймленными широким тонким крылом орешками с коротким толстым отогнутым в сторону носиком. Поверхность поперечно-морщинистая с редкими короткими волосками (табл. II, *Г*). В поперечном сечении плодики от узкоовальных до удлиненно-лентовидных, с узкими крыловидными выростами в месте прохождения проводящих пучков и небольшими ребрами (рис. 1, *Г*). Перикарпий 50—70 мкм толщ., 4—5-слойный (рис. 2, *Ж*). Экзокарпий представлен относительно крупными квадратными или слегка тангенциально вытянутыми клетками с утолщенными наружными стенками. Эндокарпий — из довольно мелких квадратных равномерно утолщенных клеток.

Семя в поперечном сечении узкоовальное с 1 проводящим пучком (рис. 1, *Г*).

Семенная кожура компактная, 30—40 мкм толщ., 4—5-слойная, представ-

лена некрупными сильно сдавленными тонкостенными клетками. Как правило, различим лишь наружный слой со слегка утолщенными наружными стенками. Паренхимные слои, разрастаясь, образуют ребра. Эндотеста — с типичными для этого рода утолщениями стенок. Остатки нуцеллуса в виде 1—2 слоев пустых клеток.

Изученные образцы: India, Simla Himalaya, 2745—3050 m, J. D. Hooker (K); Lahul, 3965 m. 9 July 1888, J. R. Drummond (K).

A. elongata D. Don — орешки довольно крупные (до 9 мм дл.), плоские, широкоовальные с небольшими крыльями, ребристые, с толстым коротким носиком (1 мм дл.) (табл. I, *Д*). В поперечном сечении они овальные с узкими крыловидными выступами в месте прохождения проводящих пучков и небольшими ребрами. Перикарпий 40—60 мкм толщ., 5-слойный (рис. 2, *З*). Экзокарпий состоит из тангенциально вытянутых уплощенных клеток с сильно утолщенными наружными стенками, эндокарпий — из радиально вытянутых клеток с сильно и равномерно утолщенными стенками.

Семя в поперечном сечении овальное с 1 проводящим пучком. Семенная кожура компактная, 20—30 мкм толщ., 4—5-слойная, состоит из некрупных тангенциально вытянутых тонкостенных клеток. Экзотеста — со слегка утолщенными наружными стенками; паренхимные слои, разрастаясь, образуют ребра. Эндотеста — из крупных, удлиненных клеток со слегка выпуклыми стенками и типичными для этого рода утолщениями. Остатки нуцеллуса в виде 1—2 слоев пустых клеток.

Изученные образцы: Nepal, Daman, 2400 m, lat. 27°41′, long 85°5′, N 804, J. F. Dobremez (KATH); India, Assam, Khasia, 1520 m, J. D. Hooker and T. Thomson.

A. tetrasepala Royle — орешки сходны по форме и размерам с орешками *A. elongata*. По структуре перикарпия и семенной кожуры *A. tetrasepala* достаточно четко отличается от *A. elongata* по размерам и степени утолщения наружных стенок клеток экзокарпия. Этот вид характеризуется очень сильно утолщенными наружными стенками экзокарпия и довольно мало утолщенными стенками эндокарпия. Перикарпий 5-слойный, 80—85 мкм толщ., с крупными слегка тангенциально вытянутыми клетками экзокарпия и слоем эндокарпия из некрупных клеток со сравнительно несильно утолщенными в основном внутренними и боковыми стенками. Семенная кожура компактная, 4—5-слойная, 30—35 мкм толщ. (рис. 2, *И*).

Изученный образец: India, Apharwat, 3810 m on rocky places, 12 Aug. 1956, N 56/237, O. Polunin, (BM).

Sect. *Sylvia* Spach.

Мы исследовали 2 вида из этой секции: *A. nemorosa* — широко распространенный в умеренных зонах северного полушария и *A. griffitii* — с сопредельных с Непалом территорий (Сикким, Тибет, Бутан).

A. nemorosa — с небольшими (до 4.5 мм дл.) продольно-эллипсоидальными коротковолосистыми орешками с коротким изогнутым или иногда почти прямым носиком и продольно-полосатой поверхностью. Плодики в поперечном сечении широкоовальные, почти округлые с небольшими выступами в месте прохождения проводящих пучков (рис. 1, *Ж*). Перикарпий 50—60 мкм толщ., 4—5-слойный (рис. 2, *К*). Экзокарпий — из некрупных тангенциально вытянутых клеток с несильно утолщенными наружными стенками. Эндокарпий — из довольно крупных радиально вытянутых клеток с сильно утолщенными внутренними и боковыми стенками, имеющими на поперечном срезе форму подковы или буквы «U».

Семя на поперечном срезе широкоовальное с одним проводящим пучком (рис. 1, *Ж*). Семенная кожура очень тонкая (20 мкм), 5—6-слойная. Экзотеста

и паренхимные слои представлены тангенциально вытянутыми тонкостенными клетками, эндотеста — слоем сильно сдавленных тонкостенных клеток. Остатки нуцеллуса не обнаружены, хотя Lonay (1901) указывает на наличие одного слоя.

Изученные образцы: Austria superior sine coll. (LE).

A. griffitii Hook. et Thoms. — орешки сходной формы с таковыми *A. nemorosa*, эллипсоидальные, голые, с очень маленьким прижатым носиком. Плодики в поперечном сечении овальные с небольшими выступами в месте прохождения проводящих пучков. К сожалению, у нас в распоряжении были лишь недозрелые орешки этого вида. Но и по ним можно судить о близости этого вида к *A. nemorosa*. Так, у обоих наблюдались сходной формы клетки эндокарпия с утолщенными лишь внутренними и боковыми стенками, а также теста, состоящая из недифференцированных тонкостенных клеток.

Изученный образец: Bhutan, Ha Chu, 2745 m, 1 May 1949, N 16127, Ludlow, Sherriff and Hicks (BM).

Sect. *Begoniifolia* (Ulbr.) Tamura

Tamura в 1967 г. выделил *A. begoniifolia*, ранее рассматриваемый (Ulbrich, 1906) в составе ряда *Begoniifolia*, в монотипную секцию. Позднее Wang (1980) отнес к ней еще 3 вида, произрастающих в Китае.

A. begoniifolia (Ulbr.) Tamura — орешки средних размеров (до 6 мм дл.), веретенообразные, опушенные редкими волосками с небольшим головчатым рыльцем, в поперечном сечении округлые с небольшими выступами в месте прохождения проводящих пучков (рис. 1, *З*). Перикарпий тонкий, 20—30 мкм, 5-слойный (рис. 2, *Л*; табл. IV, *В*). Экзокарпий представлен некрупными тангенциально вытянутыми клетками со слегка утолщенными наружными стенками, эндокарпий — из некрупных овальных клеток с несильно утолщенными стенками.

Семя в поперечном сечении округлое с одним проводящим пучком. Теста более развита, чем перикарпий, 35—40 мкм толщ., 4—5-слойная, с большим числом гидроцитов во всех слоях. Эндотеста состоит из вытянутых клеток с типичными для рода утолщениями. Иногда заметен один слой нуцеллуса.

Изученный образец: N. Burma, N. Triangle, 1067 m, 27 April 1953, N 20730, F. Kingdon-Ward, (BM).

В результате проведенных нами исследований выявлен ряд анатомических признаков, имеющих диагностическое значение для систематики рода *Anemone*, и показана возможность их применения для выяснения внутриродовых филетических связей.

Сопоставление анатомии орешков показывает, что, несмотря на общий план строения, группы видов и даже отдельные виды довольно четко отличаются друг от друга толщиной покровов, формой и степенью выраженности механической ткани — производной эндокарпия, степенью утолщения наружных стенок экзокарпия, формой и размерами клеток внутреннего слоя семенной кожуры, количеством и расположением гидрофильного содержимого, наличием или отсутствием гидроцитных клеток. На основании этих признаков мы разделили все исследованные нами виды на 6 групп, соответствующих секциям Wang (1980).

Плодики представителей наиболее древней группы растений — секции *Himalayicae* характеризуются мощными многослойными и слабо дифференцированными покровами, при которых функцию захвата и переноса воды, так же как и защитную, и трофическую, выполняют практически все слои перикарпия и тесты. Длительная сохранность питательных веществ в перикарпии и особенно в спермодерме свидетельствует об определенной примитивности данной группы (Меликян, 1973). В то же время наличие запасных питательных веществ во всех

слоях покровов, отсутствие хорошо развитых механических клеток в эндокарпии, наличие железистых волосков и двух проводящих пучков в тесте — все эти признаки свидетельствуют не только о примитивности, но и об определенной таксономической обособленности данной группы растений.

Наиболее близка к этой группе видов, как нам представляется, *A. begoniifolia*, впервые выделенная Ulbrich (1906) в самостоятельный монотипный ряд и сближаемая им с вышеназванной группой растений. Позднее Tamura (1967) придал ряду *Begoniifolia* ранг самостоятельной секции, а группу гималайских видов отнес в ранге подсекции к секции *Omalocarpus*.

Хотя плодики *A. begoniifolia* характеризуются довольно компактными покровами в отличие от представителей секции *Himalayicae*, они сходны с ними по ряду признаков. И у тех, и у других наблюдаются слаборазвитая механическая ткань в эндокарпии, теста, превышающая по толщине перикарпий, а функцию всасывания и переноса воды выполняют все ткани перикарпия и тесты. Почти полное отсутствие механической ткани у *A. begoniifolia* компенсируется развитием мощной гидроцитной системы.

Довольно близка к секции *Himalayicae* и секция *Omalocarpus*, характеризующаяся более компактными, чем у представителей секции *Himalayicae*, покровами с характерными для каждого вида механическими клетками эндокарпия и с эндотестой, состоящей из удлиненных клеток со сталактитообразными утолщениями на стенках, типичными для рода. Здесь происходит уже разделение функций. Так, функцию поглощения и переноса воды выполняет эндотеста, а защитную — перикарпий. Анализируя полученные данные, мы можем подтвердить мнение Ulbrich (1906) о существовании двух самостоятельных групп внутри этой секции. При этом нам представляется, что ряд *Involucratae*, несмотря на определенную близость к ряду *Involucellatae*, является более примитивным. В то же время представители ряда *Involucellatae* характеризуются несколько более продвинутыми признаками: редукцией механической ткани до одного слоя и появлением более специализированного перикарпия — более крупноклеточного с несильно утолщенными наружными стенками.

Наряду с этим возникают растения с мощно развитым перикарпием (Sect. *Rivularidium*), многослойным (до 10 слоев), во много раз превышающим по толщине тесту, с эндокарпием, состоящим из механических клеток с равномерно утолщенными стенками, экзокарпием с утолщенными не только наружными, но и внутренними стенками, и мезокарпием, наружный слой которого также имеет несколько утолщенные наружные стенки. Наличие клеток-гидроцитов во всех слоях перикарпия и идиобластов, содержащих флобафены, обеспечивает всасывание и перенос влаги.

По строению перикарпия и семенной кожуры совершенно обособленное положение занимает *A. vitifolia*, относимая к секции *Anemone*. Этот вид по комплексу признаков отличается от всех остальных как нами, так и предыдущими авторами исследованных видов. Покровы здесь достаточно компактные, причем перикарпий значительно тоньше тесты. Механическая ткань (эндокарпий) редуцирована и представлена прерывистым кольцом из некрупных овальных клеток с несильно утолщенными стенками. Механическую функцию выполняют очень крупные, приблизительно равные по толщине перикарпию и в несколько раз превышающие по размерам клетки эндокарпия, клетки эндотесты с подковообразными утолщениями стенок. Таким образом, этот мощный слой выполняет и функции защиты, и функцию всасывания влаги. Остальные слои немногочисленны и сильно сдавлены.

На основании указанных признаков мы считаем возможным выделить этот вид в самостоятельный ряд — *Anemospermos* (DC.) Ulbr. Второй вид из этой секции, изученный нами (*A. rupicola*), характеризуется довольно обычной структурой покровов — перикарпием, превышающим по толщине тесту, радиально вытянутыми клетками механической ткани эндокарпия с равномерно утолщен-

ными стенками и слабо дифференцированной тестой с внутренним слоем из вытянутых клеток с характерными для всего рода утолщениями стенок. Мы выделяем этот вид в самостоятельный ряд *Rupicolae* Tamura.

Исследованные нами 2 вида из секции *Sylvya* представляют довольно своеобразный тип строения перикарпия и тесты из клеток эндокарпия с сильно утолщенными стенками и практически полностью лишенных каких-либо утолщений клеток эндотесты и очень тонкой семенной кожуры.

Таким образом, сравнительное исследование анатомического строения перикарпия и семенной кожуры представителей 6 секций рода *Anemone* позволило выявить комплекс новых диагностических признаков, которые можно использовать в решении спорных вопросов внутриродовой систематики и подтвердить правильность существующей системы Wang (1980).

В заключение приносим благодарность научному руководителю темы А. Л. Тахтаджяну, а также А. П. Меликяну и Н. Н. Цвелеву за консультации и ценные методические указания и О. К. Никифорову за помощь в фотографировании плодов.

ЛИТЕРАТУРА

Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Ереван, 1973. 52 с. — *Пономаренко С. Ф., Берестецкая Т. Б.* Сравнительно-морфологический анализ перикарпия, спермодермы видов семейства *Ranunculaceae* Juss. с односемянным нераскрывающимся плодиком. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1981, № 2, с. 237—265. — *Трифонова В. И.* Сравнительно-морфологическая характеристика семенной кожуры рода *Arabidopsis* Heynh. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 8, с. 1161—1168. — *Юзепчук С. В.* Род *Anemone* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 236—282. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. London, 1976, vol. 1. 311 p.; vol. 2. 552 p. — *De Candolle A. P.* Regni vegetabilis systema naturale. I. Paris, 1818. 564 p. — *Godfrin J.* Étude histologique sur les téguments seminaux des angiospermes. Nancy, 1880. 112 p. — *Hooker J. D., Thomson T. Ranunculaceae.* — In: Flora Indica. Vol. 1. London, 1855, p. 1—25. — *Janczewski E.* Études comparées sur le genre Anemone. — Bul. Intern. Acad. Sci. Crakovie (Sci. Nat.), 1890, p. 298—303. — *Janczewski E.* Zawilec (*Anemone* L.). Studyum morfologiczne czesc. I, II. — Rozpr. Akad. Um. Crakow (Mat.-Przyr.), 1892, ser. 2, t. 2, p. 184—214. — *Janczewski E.* Zawilec (*Anemone* L.) Studyum morfologiczne czesc. III. — Там же, p. 203—222. — *Kühn G.* Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbundel bei den Angiospermen. — Bot. Jahrb., 1928, Bd 61, S. 325—379. — *Kumazawa M.* Studies of structure of Japanese *Ranunculus.* — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 1930, sect. 3, Bot. 2, p. 385—394. — *Ledebour A.* Flora Rossica. Vol. 1. Stuttgartiae, 1842. 209 p. — *Lonay H.* Contribution à l'anatomie Renonculées. — Arch. Soc. Roy. Sci. Liege, 1901, t. 3. 190 p. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. — Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926, Bd 10. 365 S. — *Pritzel G. A.* Anemonarum revisio. — Linnaea, 1841, Bd 15, S. 561—598. — *Spach E. M. Anemone* L. — In: Histoire naturelle des végétaux phanérogames. T. 7. Paris, 1839, p. 242—256. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae.* VII. — Sci. Rep. (Osaka Univ.), 1967, vol. 16, N 2, p. 21—43. — *Ulbrich E.* Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. — Bot. Jahrb., 1906, Bd 37, Hf 23, S. 172—334. — *Wang W. T., Anemone* L. — In: Flora Rip. Pop. Sin. T. 28. 1980, p. 1—56, 349—351.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 24 XI 1987.

SUMMARY

The nutlet morphology, pericarp and seed coat anatomy in 11 members of the *Anemone* genus from Nepal and neighbouring territories are described. This study revealed some diagnostic anatomical features and showed that they can be used for solution of debatable questions of systematics and phylogeny. Pericarp and seed coat structure is diverse and so each species group and even some species have characteristic features of their structure. The main differences among

taxa are the layer number and the cell form of the pericarp as well as the size and form of the inner layer cells of the testa. Based on these differences, the species studied were divided into five groups, these correspond with taxonomical divisions by W. T. Wang (1980). The most primitive pericarp and seed coat structure was observed in the group of Himalayas species (Sect. *Himalayicae*) with multilayered and weakly differentiated coats. *A. vitifolia* is clearly distinguished in pericarp and testa structure among other *Anemone* species investigated so that this species be retained in the *Anemonospermos* series, while closely related *A. rupicola* should be singled out into the separate series *Rupicolae*. Following E. Ulbrich (1906) and M. Tamura (1967) we accept two groups of the series rank in the *Omalocarpus* section, *Involucratae* and *Involucellata*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005 : 582.261.5.001.33 (262)

Н. Е. Гусляков

МОРФОЛОГИЯ АРЕОЛ И ИХ РАСПОЛОЖЕНИЕ НА СТВОРКАХ У ВИДОВ РОДА *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. E. GUSLJAKOV. AREOLAE MORPHOLOGY AND THEIR LOCATION ON THE VALVAL FOLDS OF THE SPECIES OF THE GENUS *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Обсуждены литературные и собственные данные по морфологии ареол видов рода *Amphora*, изученных с помощью трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов. Ареолы у амфор, как правило, мелкие, состоят из форамена, узкого канала ареолы и велума, чаще в виде ситовидной мембраны, расположенной ближе к внутренней поверхности створки. У некоторых видов, имеющих очень узкий канал ареолы, велум редуцирован.

В последнее время морфологии ареол диатомовых водорослей уделяется особое внимание, так как их строение является хорошим диагностическим признаком видов, родов и надродовых таксонов (Николаев, 1984). K. Krammer (1982) считает, что эти структуры выполняют важные функции — статико-механическую и метаболическую. Ареолы обеспечивают определенную устойчивость панциря к различным физико-механическим воздействиям и одновременно оптимизируют процессы метаболизма. Устойчивость панциря к физико-механическим воздействиям внешне проявляется в наличии прочных и жестких конструкций (утолщений, ребер и т. д.), тогда как метаболические процессы связаны с кремнеземными мембранами. Мембраны очень тонкие и перфорированные, они ослабляют устойчивость створок к внешним воздействиям. Поэтому часто в пределах ареол развиваются структуры, обеспечивающие необходимую прочность как тонким кремнеземным мембранам, так и створке в целом. Немалое значение в обеспечении прочности створки и в оптимизации процессов метаболизма имеет характер расположения ареол (Макарова, Гусляков, 1983).

Известно, что диатомовые водоросли обладают двумя типами ареол—пороидным и локулярным, которые закрыты с наружной или внутренней стороны створки велумом различного типа (крибрум, рота, вола и рика) (Предложения. . ., 1977; Николаев, 1985). У большинства центрических диатомовых водорослей ареолы локулярные (Николаев, 1984), тогда как у пеннатных (включая и род амфора) большинство видов обладает пороидными ареолами.

В настоящей работе при описании структурных элементов ареол использована терминология, опубликованная в «Предложениях для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям» (1977), а также Р. Россом с соавторами (1983) и Krammer (1982). Krammer (1982) отметил, что терминология Росса с соавторами не полностью подходит для описания ареол и альвеол многих представителей класса *Pennatophyceae*. Такого же мнения придерживаются и сами авторы терминологии. По этой причине Krammer в своей работе по морфологии ареол и альвеол видов сем. *Naviculaceae* Kütz. (роды *Amphora* Ehr., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ehr., *Gomphocymbella* O. Müller трактуются им как

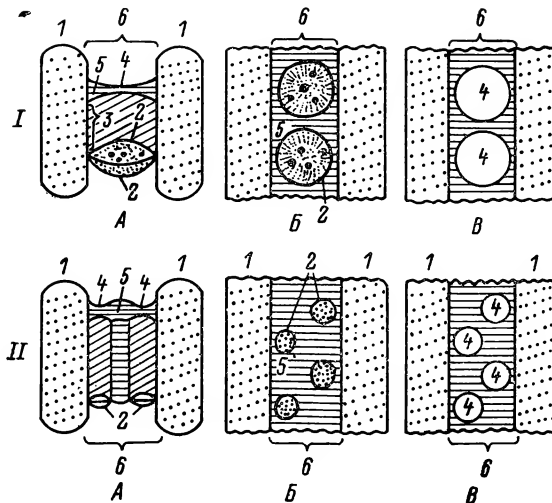
виды, входящие в сем. *Naviculaceae*) ввел ряд новых терминов и описал некоторые неизвестные компоненты этих структур. Он предлагает, например, называть участок створки, лежащий между двумя поперечными ребрами, межреберьем (Krammer, 1982: fig. 1). Межреберье, по Krammer, у представителей сем. *Naviculaceae* включает один или несколько рядов ареол с неразвитыми или развитыми ситовидными мембранами. Те ареолы, которые имеют мембраны, Krammer называет закрытыми, а без мембран — открытыми. Ареолы имеют канал, соединяющийся с удлиненными в поперечном направлении и чаще расположенными с внутренней стороны створки камерами альвеол (роды *Navicula* Bory, *Cymbella*, *Amphora*). Следует заметить, что термин «альвеола» у Krammer (1982) имеет более широкий смысл по сравнению с тем, что дан у Росса с соавторами (1983). По Россу с соавторами (1983 : 73), это — «удлиненная камера или одна из серий удлиненных камер, проходящих от осевой или центральной части створки к краю и открывающихся внутрь панциря большим отверстием с ареолированным наружным слоем. . .». Krammer камерами альвеол называет и ложбинки между двумя поперечными ребрами на внутренней поверхности, идущими от осевой части створки к ее краю, на дне которых располагается один или несколько рядов ареол (например, у видов родов *Amphora*, *Cymbella*, *Navicula*). Если камера альвеолы замкнута с внутренней стороны створки (некоторые виды *Caloneis* Cl., *Pinnularia* Ehr., *Gomphonema*), то такая альвеола, по Krammer, будет закрытой, а ареолы, открывающиеся в камеры этих альвеол, он называет слепыми (Krammer, 1982: fig. 24, 39). Кроме того, в межреберье исследованных видов цимбелл Krammer описал межреберные жилки (там же: fig. 2), которые представляют часть кремнезема, отграничивающего ареолы друг от друга; распорки (там же: fig. 18, 21) — хрупкие элементы, располагающиеся на межреберных жилках (распорки могут быть прерванными или сплошными); губовидные образования (там же: fig. 26) — выросты на наружной поверхности ареол, развивающиеся на поперечных ребрах и межреберных жилках. По расположению Krammer различает симметричные и асимметричные губовидные образования.

У амфор, по мнению Krammer (1982 : fig. 1a), в межреберье расположены ареолы, которые открываются во внешнюю среду отверстиями, а ближе к внутренней поверхности створки через ситовидные мембраны сообщаются с удлиненной в поперечном направлении камерой альвеолы.

Таким образом, ареолы и альвеолы в трактовке Krammer у видов сем. *Naviculaceae* представляют единую систему. Трудно, однако, согласиться с Krammer в том, что поперечные углубления на внутренней поверхности створок цимбелл, некоторых других родов сем. *Naviculaceae* и особенно рода *Amphora*, на дне которых располагаются ареолы, являются вытянутыми в поперечном направлении камерами альвеол. У видов родов *Amphora*, *Cymbella*, *Navicula* и некоторых других камеры альвеол (в трактовке Krammer) есть ложбинки между поперечными утолщениями створки, которые часто представлены в виде хорошо выраженных поперечных ребер. Ложбинки и ребра могут располагаться как на внутренней, так и на наружной поверхностях (Макарова, Гусляков, 1983). Нередко рельеф этих структур на внутренней или, наоборот, наружной поверхности створки бывает сильно сглажен (у *Amphora crassa* Greg. — на внутренней поверхности, у *A. pediculus* (Kütz.) Grun. — на наружной и отчасти внутренней поверхностях, у *A. inariensis* Kram. — на наружной поверхности).

Из вышесказанного видно, что у амфор на створке имеются только ареолы. Они часто располагаются в ложбинках между хорошо или плохо выраженными поперечными ребрами, которые развиваются как на внутренней, так и на наружной поверхностях створки (см. рисунок).

Наши и литературные данные показывают, что ареолы амфор состоят из канала, отверстия, которым канал открывается наружу, и велума, расположенного ближе к внутренней поверхности створки. Канал образован стенками поперечных ребер и межреберными жилками (см. рисунок). Поперечные ребра, как



Строение и расположение ареол у *Amphora crassa* (*I*) и *A. acutiuscula* (*II*) на пришовной части спинной стороны створки (схема).

А — продольный разрез створки, *Б* — вид с внутренней поверхности створки, *В* — вид с наружной поверхности створки, *1* — поперечное ребро, *2* — велум ареолы, *3* — канал ареолы, *4* — форамен, *5* — межреберные жилки (по терминологии Krammer, 1982), *6* — ложбинки (межреберье, по Krammer, 1982).

отмечалось выше, могут быть хорошо или плохо развиты. Иногда они имеют неодинаковую степень развития в пределах одной створки. Так, у *A. crassa* на наружной поверхности ребра хорошо выражены на загибе, тогда как на брюшной стороне створки и на пришовной части спинной стороны рельеф их сглажен, это отмечено и на внутренней поверхности (*A. proschkiniana* Gusl.). Ширина (*a*) поперечных ребер у изученных нами видов амфор колебалась в пределах 0.1—1.0 мкм, а расстояние между ними (*b*) — в пределах 0.2—1.2 мкм. Отношение ширины ребра к расстоянию между ребрами ($c=a/b$) в центральной части спинной стороны створки, судя по нашим данным, является важным показателем при идентификации. Величина частного (*c*) такого отношения более или менее постоянная для каждого конкретного вида амфор (*A. crassa* — 0.37—0.65, *A. terroris* Ehr. — 2.1—2.5, *A. pediculus* — 1.5—2.0, *A. proteus* Greg. — 1.8—2.0, *A. graeffii* (Grun.) Cl. — 2.0—2.2, *A. acutiuscula* Kütz. — 1.5—1.8, *A. hyalina* Kütz. — 0.8—1.1, *A. delicatissima* Krasske — 1.0—1.1, *A. proschkiniana* Gusl. — 0.8—1.0). У *A. crassa* (табл. I, *1*, *4*), *A. proteus* (табл. II, *1*) на наружной поверхности спинной стороны створки хорошо выражены межреберные жилки (см. рисунок). Жилки неширокие, располагаются в ложбинках; на брюшной стороне (табл. II, *1*) плохо развиты. Они отграничивают (в поперечном плане) ареолы друг от друга. У некоторых видов (*A. lydiae* Gusl., табл. I, *9—11*; *A. pediculus*, табл. I, *12*, *13*) поперечные жилки на спинной и брюшной сторонах створки не выражены. Распорки мы наблюдали только у *A. arcus* Greg. Они располагаются с внутренней стороны створки на межреберных жилках. Следует заметить, что распорки известны лишь у видов рода *Cymbella* (Krammer, 1982).

Размеры и форма отверстия, которым канал ареолы открывается наружу, у амфор различны. *A. crassa* (табл. I, *2*, *4*), *A. proteus* (табл. II, *1*), *A. costata* var. *inflata* (Grun.) Perag. (Montgomery, Miller, 1978: pl. 27, fig. A), *A. dubia* Greg. (там же: pl. 19, fig. G), *Amphora* sp. 18 (там же: pl. 17, fig. G) и другие виды имеют крупные отверстия (около 0.6—1.2 мкм в диам.). Напротив, *A. terroris* (табл. II, *7*, *9*), *A. delicatissima*, *A. hyalina* (табл. II, *8*, *10*), *A. obtusa* var. *radula* Cl. (Montgomery, Miller, 1978: pl. 12, fig. A, B), *A. exigua* Greg. (там же: pl. 25, fig. A), *Amphora* sp. 20 (там же: pl. 18, fig. A) и другие виды имеют мел-

кие отверстия (около 0.06—0.2 мкм). Форма отверстия чаще округлая (*A. crassa*, *A. proteus*, *A. coffeaeformis* (Ag.) Kütz., *A. ostrearia* Breb. и др.). Реже отверстия вытянутые (обычно прямоугольные) в поперечном (*A. graeffii*, табл. II, *4*, *5*; *A. acuta*, табл. I, *14*, *16*; *A. beaufortiana* Hust. — см.: Н. И. Караева и др., 1984; *Amphora* sp. 6 — см.: Montgomery, Miller, 1978: pl. 14, fig. E; *Amphora* sp. 13 — там же: pl. 16, fig. A, B) или продольном (*A. arcus*, табл. II, *6*; *A. securicula* Perag. — см.: Караева и др., 1984) направлении. У *A. decussata* var. *briocensis* Cl. отверстия ареол вытянуты под наклоном к продольной оси створки (см.: Montgomery, Miller, 1978: pl. 7, fig. E). Иногда на створках имеются округлые (обычно на спинной стороне) и слегка вытянутые (чаще на брюшной стороне) в поперечном направлении ареолы. Так, у *A. costata* var. *inflata* на спинной стороне створки ареолы четко округлые, тогда как на брюшной и пришовной части спинной стороны они слегка вытянуты в поперечном направлении. Такое имеет место у *A. crassa* (табл. I, *1*, *2*) и *A. proteus* (табл. II, *1—3*).

Важнейшим компонентом ареолы является велум, который у амфор представлен в виде ситовидных мембран и расположен ближе к внутренней поверхности створки. Мембраны имеют правильно-сетчатое (*A. acutiuscula* — табл. I, *6*, *7*, *A. pediculus* и др., см.: Krammer, 1980) и неправильно-сетчатое строение (*A. crassa* — табл. I, *2*, *4*, *5*). Неправильно-сетчатый велум *A. crassa* пронизан мелкими перфорациями, плотно примыкающими друг к другу. В центре и по краю такого велума расположены 3—5, но чаще 2—4 разных по диаметру крупных отверстия (табл. I, *5*). Обычно велум выпуклый в наружную или внутреннюю сторону, что, вероятно, способствует увеличению поверхности контакта цитоплазменных структур с внешней средой. По мнению Krammer (1982), изученные им виды амфор имели выпуклость велума только со стороны внутренней поверхности створки. Возможно, наличие или отсутствие выпуклостей связано не только с метаболическими процессами, но и с фактором солености и глубиной. *A. crassa* — глубоководный морской и солоновато-водный вид, тогда как большинство амфор, исследованных Krammer, обитатели мелководий, пресноводные и солоновато-водные виды.

Внутреннее расположение (или близкое к таковому) и выпуклость велума обеспечивают большую устойчивость его к внешним воздействиям. Такой велум обычно лишен дополнительных конструкций (например, волы). При наружном расположении велума дополнительные конструкции в пределах ареолы имеют место (Николаев, 1985). Интересным является вывод В. А. Николаева (1984 : 1045), что группы диатомовых водорослей с наружным и внутренним велумом «разошлись от общего предка значительно ранее мела и ранее разделения на центрические и пеннатные. . .». Однако его утверждение, «что число родов с внутренним расположением велума ареол увеличилось от мела к современности незначительно, в то время как число родов с расположением велума ареол на наружной поверхности створки за это время существенно возросло. . .», не вполне обосновано. В литературе по пеннатным диатомовым водорослям есть и противоположные утверждения, суть которых заключается в том, что внутреннее расположение велума — далеко не редкое явление среди пеннатных диатомей. Такие утверждения подкреплены убедительными данными (Krammer, 1980, 1981, 1982). Заслуживают внимания и данные R. W. Holmes с соавторами (1982), из которых вытекает, что велум у изученных ими видов рода *Cocconeis* Ehr. на нижней створке расположен с внутренней, а на верхней — с наружной поверхности.

Указанные для амфор типы ситовидных мембран, по нашему мнению, гомологичны крибруму. У *A. graeffii* (табл. II, *5*), *A. arcus* (табл. II, *6*), *A. securicula*, *A. beaufortiana* (Караева и др., 1984) велум пронизан узкой щелью, которая ориентирована параллельно или перпендикулярно поперечным ребрам. Некоторые виды (*A. acuta* — табл. I, *15*, *16*) с очень узким каналом ареолы (обычно менее 0.2 мкм) не имеют велума. Сведения о наличии у амфор крупных

удлиненных ареол; замкнутых мембраной неправильно-сетчатого строения (Караева и др., 1984), и велума типа рики (Schoeman, Archibald, 1978) единичны, а поэтому необходимы дальнейшие исследования подобных структур.

Тип расположения ареол у амфор обычно поперечный (Макарова, Гусляков, 1984), представлен двумя подтипами — 1-рядным (*A. crassa*, *A. proteus* и др.) и 2-рядным; 2-рядный бывает в виде 2-рядно-прямого (*A. delicatissima* — табл. II, *10*; *A. hyalina* — табл. II, *8*, и др.) и 2-рядно-косого (*A. acutiuscula* — табл. I, *6*; *A. bunotia* — см.: Montgomery, Miller, 1978 : pl. 26, fig. A, B; *A. hamata* Heiden a. Kolbe — pl. 23, fig. E—H).

Нередко в пределах одной створки наблюдаются как 1-рядный (чаще на загибе), так и 2-рядный (обычно на пришовной части спинной стороны створки) подтипы. Резких границ между 1- и 2-рядным подтипами не наблюдается (*A. acutiuscula* — табл. I, *6*, *7*). Ареолы в одинарных рядах более крупные по сравнению с таковыми в двойных рядах (табл. I, *8*). Иногда, например у *A. spectabilis* Greg., одинарные и двойные ряды наблюдаются как на спинной, так и на брюшной сторонах створок (см.: Montgomery, Miller, 1978: pl. 10, fig. A—C), на спинной стороне между рядами ареол у этого вида имеются короткие (вставочные) одинарные ряды. Размеры отверстий ареол как в коротких, так и в хорошо выраженных рядах (двойных и одинарных) более или менее одинаковы. На брюшной и спинной сторонах створки ареолы часто различаются по размерам, форме и расположению. Так, у *A. proteus* на брюшной стороне ареолы более вытянутые, узкие, расположены в двух продольных рядах (табл. II, *1—3*). Один из рядов (как правило, ближайший к ветви шва) иногда состоит из сравнительно крупных ареол, а ближайший к краевой зоне брюшной стороны створки — из редуцированных ареол. Нередко такие ареолы здесь разбросаны беспорядочно. Следует заметить, что на разных стадиях морфогенеза панциря ареолы брюшной стороны створки имеют несколько иную форму и ширину или диаметр (если форма ареол округлая) отверстий (табл. II, *1—3*). Такая гетероморфность формы ареол нередко наблюдается в пределах одного делящегося панциря.

Проанализировав собственные данные по морфологии и расположению ареол *A. proteus* и сравнив их с литературными данными по двум видам — *A. proteus* и *A. proteoides* Hust. (Cleve-Euler, 1953; Hustedt, 1955; Прошкина-Лавренко, 1963), — мы пришли к заключению об их идентичности. Морфологические отличия разновидностей этих видов — *A. proteus* — var. *laevistriata* A. Cl., var. *oculata* Perag., var. *contiga* Cl., var. *tenuissima* A. Cl.; *A. proteoides* — f. *varians* Pr.-Lavr. (см.: Cleve-Euler, 1953: fig. 673, d, e; Hustedt, 1955: pl. 13, fig. 9—11; Диатомовый анализ, 1950: табл. 76, рис. *7*, *8*; Прошкина-Лавренко, 1963: табл. 9, рис. *1—6*), — проявляющиеся в первую очередь в форме и расположении ареол, есть результат следующих обстоятельств. Створки и панцирь, на основании которых описывали самостоятельные таксоны, — это разные стадии морфогенеза панциря одного и того же вида (в данном случае *A. proteus*). Створки наблюдались исследователями под различным углом зрения, что искажало истинную структуру (в том числе и ареол) брюшной части створки.

Ряды ареол у амфор располагаются на створке в определенном направлении. Они могут быть параллельными в центральной части спинной стороны створки и отчасти у ее концов (*A. crassa*, *A. proteus*, *A. delicatissima*). Обычно же у концов створки ареолы образуют слабо или отчетливо выраженные радиальные ряды, тогда как в центре они параллельные (*A. caroliniana* Giffen, *A. acutiuscula*, *A. costata* var. *inflata*). У *A. decussata* var. *briocensis* ряды ареол четкорадиальные (Montgomery, Miller, 1978: pl. 7, fig. E).

Таким образом, как следует из вышесказанного, ареолы являются важным структурным элементом створок амфор. В целом у изученных видов они небольших размеров, имеют отверстия, узкий канал и велум чаще в форме ситовидной мембраны, расположенной ближе к внутренней поверхности створки. У видов

с особо мелкими ареолами велум не развит. Тип расположения ареол на створке поперечный, который в свою очередь представлен 1- и 2-рядными подтипами. Часто в пределах одной створки наблюдается 1- и 2-рядное расположение ареол. На брюшной стороне и соединительных ободках ареолы нередко имеют иные размеры, форму и расположение по сравнению с таковыми на спинной стороне. На разных стадиях морфогенеза панциря размеры, форма и расположение ареол на брюшной стороне створки бывают различными.

Отмеченные особенности морфологии ареол амфор необходимо учитывать при описании новых видов и разновидностей, поскольку строение и расположение их являются неплохим диагностическим признаком. Однако, несмотря на заметные успехи в исследованиях морфологии ареол амфор и других родов пеннатных диатомей, в рассматриваемом вопросе остается еще много нерешенного, спорного.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ. Кн. 3. Л.: Наука, 1950. 398 с. — *Караева Н. И.*, *Магеррамова Н. Р.*, *Рзаева С. Г.* Морфология панциря диатомей рода *Amphora* (*Bacillariophyta*) по данным электронной микроскопии. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 492—497. — *Макарова И. В.*, *Гусляков Н. Е.* Типы расположения ареол в штрихах на створках пеннатных диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 524—528. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Николаев В. А.* Морфология ареол некоторых представителей семейства *Stictodiscaceae* Schütt (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низших растений, 1985, т. 22, с. 106—108. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 192—213. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. — *Росс Р.*, *Кокс А.*, *Караева Н. И.* и др. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей. — Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1983, № 5, с. 65—76. — *Cleve-Euler A.* Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Vol. 3. Stockholm, 1953. 255 S. — *Holmes R. W.*, *Crawford R. M.*, *Round F. E.* Variability in the structure of the genus *Cocconeis* Ehr. (*Bacillariophyta*) with special reference to the cingulum. — Phycologia, 1982, vol. 21, N 3, p. 370—381. — *Hustedt F.* Marine littoral diatoms of Beaufort North Carolina. 1955. 67 p. — *Krammer K.* Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom genus *Amphora* Ehr. — Bacillaria, 1980, vol. 3, p. 197—226. — *Krammer K.* Zur Deutung einiger Schalenstrukturen bei pennaten Diatomeen. — Nova Hedwigia, 1981, Bd 35, S. 75—106. — *Krammer K.* Observations on the alveoli and areolae of some *Naviculaceae*. — Nova Hedwigia, 1982, vol. 73, p. 55—79. — *Montgomery R. T.*, *Miller W. J.* A taxonomic study of Florida Keys benthyc diatoms based on scanning electron microscopy. Vol. 2. 1978, p. 1—204. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of Southern Africa. N 4. — CSIRO special report, National institute for water research, Pretoria, 1978. 68 p.

Одесский государственный университет.

Получено 19 XII 1985.

УДК 581.44 : 582.823

Бот. журн., т. 73, № 6

О. Б. Михалевская, Н. М. Шарашидзе, М. А. Брегвадзе, Л. Т. Джибути

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ И ПОЧЕК У *CAMELLIA JAPONICA* И *C. SASANQUA* (*THEACEAE*)

O. B. MIKHALEVSKAYA, N. M. SHARASHIDZE, M. A. BREGVADZE, L. T. DZHIBUTI. DYNAMICS OF SHOOT DEVELOPMENT FROM THE BUDS OF *CAMELLIA JAPONICA* AND *C. SASANQUA* (*THEACEAE*)

Исследована динамика развития почек *C. japonica* и *C. sasanqua* в условиях Батумского побережья Аджарии. Обнаружен четкий сезонный ритм в их развитии. С ноября по апрель наблюдается период покоя апикальной меристемы, во время которого заложение примордиев

не происходит. Однако в этот же период в пазухах нижних чешуй почек наблюдаются формирование и рост зачатков цветков, завершающийся их распусканием и цветением. *C. sasanqua* цветет с октября по январь, *C. japonica* — с января по май. Более раннее цветение *C. sasanqua* коррелирует с его большей морозоустойчивостью по сравнению с *C. japonica*.

Camellia japonica L. и *C. sasanqua* Thunb. — виды, довольно распространенные на Черноморском побережье Кавказа от Сочи до Батуми. Родина их Япония и Китай. Они представляют собой небольшие деревья или кустарники, очень декоративные из-за вечнозеленой кроны и крупных красивых цветков, распускающихся зимой. Особенно декоративен *C. japonica*, который представлен на Черноморском побережье Аджарии десятками разнообразных сортов (Джинчарадзе, 1974). *C. sasanqua* ценен содержанием в листьях эвгенольного масла, используемого в медицине (Ангельский, 1956). Среди зимнецветущих экзотов советских субтропиков оба вида выделяются своей высокой морозостойкостью (Джибути, 1979; Брегвадзе, Шарашидзе, 1984). Опыты с искусственным промораживанием, проведенные в лаборатории биохимии и физиологии растений Батумского ботанического сада, показали, что листья *C. japonica* повреждаются лишь при температуре —14 °С, а при —12° не повреждаются совсем. *C. sasanqua* еще более устойчив. Его листья не повреждаются при —16 °С (Джибути, 1979). В Никитском ботаническом саду *C. sasanqua* выдерживает морозы до —12 °С (Морозова, 1956).

Высокая морозоустойчивость этих видов связана с особенностями ритмики их ростовых процессов, характеризующейся небольшой продолжительностью периода роста побегов по сравнению с другими зимнецветущими видами (Джибути, 1977, 1979; Брегвадзе, Шарашидзе, 1984).

С целью дальнейшего изучения физиологического механизма их морозостойкости мы исследовали процесс формирования вегетативных и генеративных почек на протяжении года. Для этого было взято 80-летнее дерево *C. japonica* сорта Альба казоретти высотой 4 м, с кремово-белыми махровыми цветками. Цветение его начиналось в январе и заканчивалось в мае, массовое цветение падало на вторую половину марта. Весеннее набухание почек было в начале апреля. Молодые побеги росли с третьей декады апреля до конца мая. Повторного роста побегов, которое наблюдается осенью у некоторых экземпляров камелии японской (Морозова, 1958), у этого дерева не отмечено. Для исследования почек в начале третьей декады каждого месяца в нижней и средней частях кроны брали пробы побегов, срезая верхнюю часть последнего прироста. Их верхушечные и верхние боковые почки препарировали под бинокуляром.

У *C. sasanqua* для изучения было взято 40-летнее дерево высотой 3 м, цветущее простыми розовыми цветками. Период его цветения с октября по январь, массовое цветение в октябре—ноябре. Семена созревают к началу следующего цветения, т. е. к октябрю следующего года. Распускание почек весной происходит в середине апреля. Молодые побеги растут в течение всего мая. Их рост заканчивается ко второй декаде июня. Выбранный экземпляр характеризовался одним периодом роста побегов. Однако в Батумском ботаническом саду имеются формы *C. sasanqua* с двумя периодами роста: весенним и осенним (Морозова, 1956). Пробы почек у *C. sasanqua* брали так же и в те же сроки, что и у *C. japonica*.

В литературе нам не удалось обнаружить сведений о структуре и развитии почек камелии, несмотря на то что камелии японской как декоративной культуре посвящено много работ, а по систематике рода *Camellia* имеется капитальная монография J. Sealy (1958). Наиболее подробно изучена ритмика роста побегов чая — вида, который ряд авторов относит к роду *Camellia* (Sealy, 1958). Как и большинство камелий, чай является зимнецветущим растением, но в отличие от исследованных нами видов его побеги характеризуются несколькими периодами роста. В литературе имеются сведения по динамике формирования его вегетативных почек, в которых во время активного роста побегов образу-

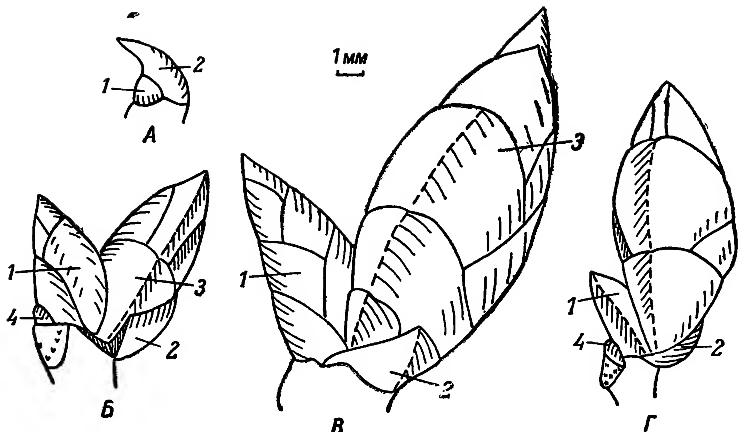
ются почечные чешуи, а во время ростового покоя побегов в почке формируются зачатки листьев (Bond, 1942, цит. по: Halle et al., 1978). Цветение чая также может происходить не в один, а в два периода — осенне-зимний и весенний (Бахтадзе, 1948). В Северо-Восточной Индии плоды чая, завязавшиеся в разные периоды цветения (осенне-зимний и весенний), созревают одновременно к осеннему цветению следующего года (Barua, 1970).

Структура зрелой вегетативной почки камелии японской довольно проста. Она имеет удлиненную остроконечную форму, высоту около 1 см и покрыта плотными зелеными чешуями, сформировавшимися из разросшихся оснований листовых примордиев, у которых не развились листовые пластинки. Прилистников у камелии нет, их не удается обнаружить ни у чешуй, ни у настоящих листьев. Число чешуй у зрелой почки чаще всего равно 11. Верхние (внутренние) чешуи имеют опушение, у нижних (наружных) его нет. В пазухах двух нижних чешуй, первой и второй, имеются зачатки пазушных почек, которые появляются на самых ранних этапах развития почки. В пазухах третьей и остальных вышерасположенных чешуй почек нет. Зачатки срединных листьев в почке очень четко отличаются от соседних с ними чешуй отсутствием опушения и хорошо развитым зачатком листовой пластинки с зубчатым краем. В зрелой почке насчитывается 4—7 зачатков листьев. Переход от верхних чешуй к нижним листьям у зрелой почки всегда очень четкий, в то время как у незрелой почки этой границы между чешуями и зачатками срединных листьев установить не удается, так как и чешуя, и срединный лист на первых этапах своего развития морфологически не различаются. Вначале они представляют собой бугорок, который, разрастаясь, своим основанием охватывает подковой конус нарастания, а верхушка его растет вверх. Через некоторое время он принимает форму своеобразного «башлычка», прикрывающего конус нарастания. Если из «башлычка» в дальнейшем начинает формироваться срединный лист, то верхняя его часть продолжает разрастаться и из нее формируется зачаток листовой пластинки. Если же формируется чешуя, то листовая пластинка не развивается. В зрелой покоящейся почке у зачатков срединных листьев нет пазушных почек. Они появляются позже, когда весной начинается распускание почек. Границу между последними срединными листьями и первыми чешуями будущей верхушечной почки так же трудно установить, как и между последними чешуями и первыми срединными листьями на ранних этапах их формирования.

Зрелая почка у *C. sasanqua* имеет одинаковую структуру с таковой *C. japonica*. Она отличается лишь несколько меньшими размерами и бóльшим опушением чешуй. Особенно сильно у нее опушены внутренние чешуи.

Развитие почек начинается весной в период распускания их материнской почки. У *C. japonica* к моменту окончания роста молодых побегов высота их верхушечных почек достигает 3 мм (см. рисунок, *A*). Они имеют по 6 чешуй. В пазухах двух нижних чешуй уже можно обнаружить зачатки пазушных почек, из которых впоследствии разовьются бутоны. Заложение почечных чешуй верхушечной почки продолжается в течение июня и июля. К 19 VII высота верхушечных почек достигает 5—6 мм и в них насчитывается по 10—11 чешуй. Заложение зачатков срединных листьев начинается в августе. К 20 VIII в верхушечных почках уже имеется по 2—3 зачатка листа в виде бугорков и «башлычков». Последние охватывают своими основаниями более половины окружности невысокого и довольно узкого конуса нарастания, характерного для вегетативных почек. Высота почек в конце августа не превышает 7—8 мм. Заложение зачатков срединных листьев продолжается до ноября. В конце октября в почках насчитывается по 5—7 зачатков листьев, что соответствует характерному для этого вида полному числу зеленых листьев в элементарных побегах.

Развитие в почках зачатков цветков начинается в июне, т. е. раньше, чем развитие зачатков срединных листьев. Цветки закладываются в зачатках почек,



Почки камелий.

А—В — *C. japonica*: *А* — 28 V, *Б* — 19 VII, *В* — 20 VIII; *Г* — *C. sasanqua*, 20 VIII. *1* — верхушечная почка; *2* — нижняя чешуя верхушечной почки; *3* — бутон, развившийся из пазушной почки нижней чешуи верхушечной почки; *4* — пазушная почка верхнего листа.

появляющихся в пазухах двух нижних почечных чешуй в самом начале развития почки. Они начинают быстро расти, выходя из-под покрова кроющей чешуи, и вскоре обгоняют по величине свою материнскую почку. К 19 VII многие из них были в 1.5—2 раза длиннее и шире материнской почки (см. рисунок, *Б*), имели по 10—12 чешуй и по 10—30 зачатков листочков околоцветника, расположенных по периферии широкого и плоского конуса нарастания, диаметр которого в несколько раз превышал диаметр основания конуса нарастания материнской почки. Начиная с этого времени пазушная почка становится бутоном, который уже легко можно обнаружить невооруженным глазом. На протяжении августа—декабря бутоны растут и сильно увеличиваются в размерах, достигая 20—30 мм выс. и 15—20 мм шир. В сформированном бутоне насчитывается до 120—140 листочков околоцветника. У махровых сортов камелии японской тычинки обычно не развиваются, и мы не обнаружили их зачатков в бутонах исследованного экземпляра. Цветение началось в январе и продолжалось до мая с максимумом раскрывшихся цветков во второй половине марта. В мае на дереве имелось еще много бутонов на разных стадиях их формирования, но большинство их опало не распустившись. Причиной опадения бутонов была, вероятно, конкуренция за ассимиляты между бутонами и распускающимися вегетативными почками. Побеги, интенсивно растущие в этот период, отвлекали от бутонов питательные вещества, что и приводило к опадению последних.

Пазушные зачатки двух нижних чешуй почки не всегда превращаются в бутоны. Часто они останавливаются в развитии, сформировав лишь 4—5 чешуй, и в дальнейшем отмирают. Таким образом, нормальное развитие этих зачатков пазушных почек происходит только при условии формирования из них генеративных органов.

В период распускания бутонов и последующего цветения материнские почки находились в покоящемся состоянии. В них, кроме чешуй, имелся полный комплект зачатков срединных листьев, заложение которых закончилось еще в октябре, и с ноября по апрель заложения новых примордиев не происходило. Но несмотря на это, размеры почек увеличивались. В октябре их высота была 9—12 мм, в ноябре — 10—15, в феврале — 13—15. Это увеличение происходило за счет роста зачатков листьев. Весеннее набухание почек началось в апреле, а рост молодых побегов — в мае. Ростом молодых побегов закончился цикл развития материнской почки и начался цикл развития следующего поколения почек. В период весеннего распускания материнской почки началось заложе-

ние зачатков чешуй будущей верхушечной почки. К моменту окончания роста молодого побега в его верхушечной почке имелось уже 6 почечных чешуй.

Развитие почек у *C. sasanqua* началось, как и у *C. japonica*, в период прорастания материнской почки, когда стали закладываться почечные чешуи на верхушке растущего побега. К моменту окончания роста молодого побега *C. sasanqua* его верхушечная почка имела 4—5 чешуй. Заложение чешуй продолжалось в ней в течение июня—июля. Наиболее часто встречающееся число чешуй — 7—8. В августе, как и у *C. japonica*, начали закладываться зачатки листьев срединной формации. К концу октября в почках было заложено по 4—6 листьев, т. е. полный комплект листьев будущего побега. В течение октября зачатки листьев интенсивно росли. В результате этого размеры верхушечных почек увеличились в 2 раза. Если 21 IX их высота составляла 4—5 мм, то 24 X она достигала 10—11 мм. В ноябре размеры почек не увеличивались и оставались без изменения до апреля. С ноября по апрель в них примордии не закладывались. Возобновление деятельности верхушечной меристемы началось при распускании почек в апреле, когда вновь начали закладываться примордии, из которых формировались чешуи будущей верхушечной почки.

Заложение зачатков цветков у *C. sasanqua* началось, так же как у *C. japonica*, раньше, чем заложение зачатков ассимилирующих срединных листьев. 19 VII в почках уже можно было обнаружить усиленно разрастающиеся зачатки почек в пазухах двух нижних почечных чешуй. Они образовали по 9—10 примордиев, из которых нижние стали почечными чешуями, а из верхних развивались листочки околоцветника. Конус нарастания такой пазушной почки (сильно увеличенный) был широким и плоским. По его периферии закладывалось большое число бугорков, из которых потом развивались лепестки и тычинки. Развивающийся бутон сильно рос, обгоняя по величине материнскую почку, в пазухе чешуи которой он сформировался (см. рисунок, *Г*). К 21 IX длина бутонов достигала 14—15 мм, а ширина — 6—8. В октябре началось цветение, которое закончилось в январе. Образовавшиеся завязи стали заметно расти только в апреле, а семена созрели к началу следующего цветения, т. е. к октябрю.

Таким образом, развитие почек *C. japonica* и *C. sasanqua* характеризуется четким сезонным ритмом. У обоих видов формообразовательная активность апикальной меристемы вегетативных почек начинается в апреле, продолжается все лето и заканчивается к ноябрю. С ноября по апрель апикальная меристема находится в покоящемся состоянии, так как в этот период не образуется новых примордиев. В период активности апикальной меристемы сначала закладываются почечные чешуи, а потом зачатки ассимилирующих листьев. До наступления периода покоя в почках закладываются зачатки всех ассимилирующих листьев будущего побега. Так, у обоих видов камелии имеет место преформация[1] побега в почке.

Ритм развития генеративных почек у обоих исследованных видов отличается от ритма развития вегетативных почек. Генеративные почки формируются всегда как пазушные почки только двух первых чешуй вегетативной почки. У остальных чешуй пазушные почки вообще не закладываются. Заложение этих пазушных почек происходит очень рано — их можно обнаружить уже в конце мая, когда верхушечная почка еще очень мала и содержит у *C. japonica* всего 6 чешуй и их зачатков, а у *C. sasanqua* — 4. Усиленный рост этих пазушных зачатков начинается в июне. В них формируется один верхушечный цветок. В июле они уже обгоняют по величине свою материнскую почку и легко

---

[1] Под преформацией понимается формирование в почке зачатков всех элементов будущего побега. В противоположность этому при неоформации в почке перед ее распусканием имеется лишь часть зачатков будущего побега, а недостающая часть их закладывается в период роста молодого побега (Halle et al., 1978).

обнаруживаются невооруженным глазом. Те пазушные почки двух первых чешуй, из которых бутонов не образуется, останавливаются в своем развитии и потом отмирают. Таким образом, генеративные почки, появляясь позже на уже начавших развиваться вегетативных почках, обгоняют в росте и развитии свои материнские вегетативные почки и завершают развитие раньше их. Интересно и удивительно то, что завершение развития генеративных почек и цветение происходят в зимнюю половину года, когда вегетативные почки растения находятся в состоянии покоя.

Пробуждение побегов от ростового покоя и начало формообразовательной деятельности апикальной меристемы вегетативных почек наступают у *C. japonica* сразу после периода цветения, а у *C. sasanqua* — после небольшого периода общего покоя растения. Рост побегов у обоих видов начинается в середине апреля и заканчивается в начале июня, занимая очень непродолжительный период, что вообще является исключением для субтропических растений Батумского побережья, большинство которых характеризуется растянутым периодом роста побегов.

С началом роста побегов наступает и развитие почек как вегетативных, так и генеративных. Вначале в почках происходит заложение только почечных чешуй. И лишь после завершения роста материнских побегов начинается заложение других зачатков. Такая корреляция между ростом побегов и формированием чешуй в почках описана у ряда видов, например у *Camellia sinensis* (Bond, 1942, цит. по: Halle et al., 1978), у *Quercus robur* (Грудзинская, 1959, 1964), у *Hevea brasiliensis* (Halle, Martin, 1968). Причина этого, вероятно, заключается в недостатке питательных веществ, которые расходуются на рост побегов. После окончания роста побегов у обоих видов камелий начинаются интенсивный рост и формирование бутонов, а потом, уже в августе — заложение и ассимилирующих листьев.

Подводя итог изложенному, можно сделать заключение, что оба исследованных вида характеризуются строгим ритмом роста побегов и развития вегетативных и генеративных почек. У их побегов хорошо выражен длительный период ростового покоя, а у почек — период покоя апикальной меристемы. Наличие этого покоя, по-видимому, является основной причиной морозоустойчивости исследованных видов, несмотря на то что цветение их происходит в зимний период.

ЛИТЕРАТУРА

Ангельский В. В. Камелия сасанква как источник эвгенола. — Изв. Батум. бот. сада, 1956, № 6, с. 153—156. — *Бахтадзе К. Е.* Биология, селекция и семеноводство чайного растения. М.: Пищепромиздат, 1948. 220 с. — *Брегвадзе М. А., Шарашидзе Н. М.* Характер ростовых процессов и приспособления растений к новым условиям среды. — В кн.: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР». Пущино, 1984, с. 24. — *Грудзинская И. А.* О периодичности развития (побегообразования) у дуба. — В кн.: Итоги и перспективы исследований развития растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 82—102. — *Грудзинская И. А.* Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.). — Бот. журн., 1964, т. 49, № 3, с. 321—337. — *Джибути Л. Т.* Ритм роста зимнецветущих вечнозеленых растений в условиях Батумского ботанического сада. — В кн.: Тез. докл. научной сессии по теории и практике интродукции растений, посвященной 60-летию Великого Октября. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1977, с. 36—37. — *Джибути Л. Т.* О морозостойкости некоторых зимнецветущих субтропических растений. — В кн.: Тез. докл. XV региональной научной сессии Совета ботанических садов Закавказья по интродукции и акклиматизации субтропических растений. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1979, с. 69—70. *Джинчарадзе Н. М.* Камелия на Черноморском побережье Аджарии. Батуми: Сабчота Аджара, 1974. 99 с. — *Морозова Г. А.* Итоги акклиматизации восточноазиатских растений в Батумском ботаническом саду (1952—1956): Отчет за 1956 г. Батуми, 1956. 89 с. — *Морозова Г. А.* Материалы по интродукции восточноазиатских растений в Батумском ботаническом саду. — Изв. Батум. бот. сада, 1958, № 8, с. 96—115. — *Barua P. K.* Flowering habit and vegetative behavior in tea (*Camellia sinensis* L.), seed trees in north-east India. — An. Bot., 1970, vol. 34, N 136, p. 721—735. — *Halle F., Martin E.* Étude de la croissance rythmique chez l'hevea (*Hevea brasiliensis* Müll. — Agr., Euphorbiacees-Crotonoidees). —

Adansonia, 1968, t. 8, N 4, p. 475—503. — *Halle F.*, *Oldemann R. A. A.*, *Tomlinson P. B.* Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin etc.: Springer, 1978. 441 p. — *Sealy J. R.* A revision of the genus *Camellia.* London, 1958. 239 p.

Батумский ботанический сад АН ГССР. Получено 25 VIII 1986.

УДК 581.9 : 581.526.(571.151) Бот. журн., т. 73, № 6

М. П. Данилов

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРНЫХ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ КУРАЙСКОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

M. P. DANILOV. THE FLORISTIC CHARACTERIZATION OF MOUNTAIN MEADOW STEPPES OF THE KURAY RANGE (THE SOUTH-EASTERN ALTAI MOUNTAINS)

На основе литературного обзора и собственных исследований рассматривается флористический комплекс луговых степей и остепненных лугов Курайского хребта. Подавляющее большинство видов луговых степей связано в своем распространении с Евразиатской степной областью и горными системами Южной Сибири и Центральной Азии. По группе видов, распространенных во всех поясах, возможно представить состав бореально-степного элемента «плейстоценового флористического комплекса» холодной лесостепи. Наличие замещающих евразийских и азиатских горных видов растений показывает значительную роль альпийского горообразования во флорогенезе Южной Сибири и сопредельных районов Центральной Азии.

Луговые степи — один из важнейших компонентов растительности Южной Сибири (Лавренко, 1940; Куминова, 1960; Пешкова, 1972). Зонально они представлены в лесостепи на равнинах Евразиатской степной области и в лесостепном поясе низкогорий Сибири (Алехин, 1936; Лавренко, 1940, 1954; Куминова, 1960, 1976; Голубев, 1965; Огуреева, 1980), а также отмечены для внутригорных — среднегорных и высокогорных — частей Алтае-Саянской горной страны (Крашенинников, Тюлина, 1949; Соболевская, 1950; Юнатов, 1950; Калинина, 1957; Намзалов, 1979; Куминова, 1982, 1985; Маскаев, 1982).

Горные луговые степи распространены в горах Кавказа, Крыма, Средней и Центральной Азии (Степанова, 1962; Камелин, 1979; Лавренко, 1980). Р. В. Камелин (1979) выделяет их в самостоятельный флороценотип лугостепи (Caryophyopoion uralosibiricum), генетически близкий флороценотипам горных степей, боров и белолесья. Некоторые виды луговых степей проникают на северо-восток Азии (Лавренко, 1954; Носова, 1973; Юрцев, 1981; Хохряков, 1983) и в Западную Европу (Носова, 1973; Дохман, 1983).

В ценотической структуре луговых степей эдификаторную основу составляют ксерофильные плотнодерновинные злаки (виды родов *Helictotrichon*, *Stipa*, типчаки из рода *Festuca*), осоки с большим участием рыхлокустовых и корневищных злаков (виды родов *Bromopsis*, *Elymus*, *Alopecurus*, *Phleum* и др.) и разнотравья (виды родов *Veronica*, *Phlomis*, *Hedysarum*, *Onobrychis*, *Ligularia* и др.) (Лавренко, 1954).

Горные луговые степи мы рассматриваем в едином флористическом комплексе с остепненными низкогорными и субальпийскими лугами, так как флористически они трудноотделимы друг от друга (Куминова, 1960; Огуреева, 1980). В горах Южной Сибири горные луговые степи по видовому составу теснейшим образом связаны также с травянистыми и остепненными лиственничными лесами

(Шоба, 1982) и образуют вместе с ними сложные лесостепные мезокомбинации в пространстве (Огуреева, 1980).

Сообщества луговых степей и остепненных лугов отличаются от настоящих и опустыненных степей многоярусностью, высоким проективным покрытием, красочностью аспектов, большей видовой насыщенностью и экологической пластичностью многих входящих в них видов (Алехин, 1936; Пономарев, 1949; Голубев, 1965; Носова, 1973; Куминова, 1976).

Важность изучения флоры луговых степей и других генетически близких сообществ заключается в том, что они являются автохтонным элементом для гор Южной Сибири и сформировались, по-видимому, от прастепей миоцена главным образом на основе неморальной тургайской флоры (Заклинская, 1958; Рещиков, 1961; Девяткин, 1965; Пешкова, 1972), которые в свою очередь, преобразуясь в четвертичном периоде, вошли в состав «плейстоценового флористического комплекса» холодной лесостепи (Крашенинников, 1937).

Предлагаемая работа не может осветить всех флористических аспектов лугово-степной растительности гор, в меньшей степени изученной, чем на равнинах и в низкогорьях Евразии; мы лишь предприняли попытку обобщить и в самых общих чертах осмыслить фактический материал по луговым степям и остепненным лугам Курайского хребта.

На территории Курайского хребта, находящегося в юго-восточной части Горного Алтая на границе Алтае-Саянской и Даурско-Монгольской ботанико-географических областей (Огуреева, 1980) и, возможно, в полосе контакта Бореального и Древнесредиземноморского флористических подцарств (Тахтаджян, 1978), луговые степи и близкие к ним сообщества представлены практически во всех поясах в пределах высот 1300—2600 м над ур. м. в составе растительности лесного пояса на южных склонах, долинных степей, в степях Улаганской котловины, а также на высокогорных плато, примыкающих к сухой Курайской и пустынно-степной Чуйской котловинам. Они формируются на лугово-степных черноземовидных и каштановидных почвах (Ковалев и др., 1973).

Наиболее широко и разнообразно луговые степи представлены на северном макросклоне хребта (левобережье Башкауса), в то время как на южном они имеют ограниченное распространение, встречаясь небольшими участками по склонам северной экспозиции в степном поясе, по опушкам разнотравных лиственничных лесов и на плоских водоразделах на высоте 1800—2000 м над ур. м. В высокогорном поясе лугово-степные сообщества сосредоточены в юго-восточной части Курайского хребта — в истоках Башкауса и в верховьях правых притоков р. Чуи. Высокогорные луговые степи занимают разнообразные по генезису элементы рельефа — от рыхлых ледниковых отложений до южных склонов каров и троговых долин.

Луговые степи Курайского хребта распространены в отрыве от основной их части, находящейся в Северном и Западном Алтае, и носят экстразональный характер. Тем не менее благодаря благоприятным экологическим условиям местообитаний для них характерны высокая степень проективного покрытия (до 80 %) и довольно большая видовая насыщенность (в среднем 30—40 видов на 100 м^2, а на северном макросклоне она может достигать 60—70 видов).

В целом в луговых степях и остепненных лугах мы зарегистрировали 252 вида сосудистых растений, 52 % из этого числа — общие с разнотравными лиственничными и реже кедровыми лесами, которые на выровненных поверхностях нередко носят парковый характер. Далеко не все учтенные нами виды являются характерными элементами флоры рассматриваемых сообществ. Принадлежность вида к лугово-степному флористическому комплексу определялась встречаемостью в геоботанических описаниях и по литературным данным. Исходя из этого мы взяли для анализа всего 184 вида, остальные растения, редко встреченные нами в луговых степях и остепненных лугах Курайского хребта (такие как *Aegopodium alpestris*, *Bergenia crassifolia*, *Goniolimon specio-*

sum, *Rhodiola rosea* и др.), принимаем в качестве придаточных (по Л. И. Малышеву) высокогорной, лесной, типично степной и петрофильной растительности и в дальнейшем анализе не рассматриваем.

На Курайском хребте преобладают ассоциации разнотравно-овсецовых луговых степей с доминированием *Helictotrichon altaicum* и *H. hookeri* и содоминированием *Carex pediformis* и *Bupleurum multinerve*.[1] Такой состав доминантов указывает, с одной стороны, на горный характер исследуемых луговых степей, с другой, — возможно, определяет их плейстоценовый возраст (Крашенинников, 1937). На участках неумеренного выпаса, плоских вершинах террас и южных пологих склонах высокогорий (высота 1300—2500 м над ур. м.) развита ассоциация ирисово-разнотравной луговой степи с высоким обилием *Iris ruthenica*.

Кроме указанных выше преобладающих видов, во всех поясах присутствуют следующие характерные виды со степенью постоянства 20—60 %: *Achillea asiatica*, *Aconitum anthoroideum*, *A. barbatum*, *Allium strictum*, *Androsace septentrionalis*, *Artemisia alcockii*, *A. santolinifolia*, *Aster alpinus*, *Astragalus adsurgens*, *Cotoneaster uniflora*, *Dianthus versicolor*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Gentiana decumbens*, *Geranium pseudosibiricum*, *Hedysarum neglectum*, *Helictotrichon pubescens*, *Koeleria cristata*, *Ligularia altaica*, *Myosotis asiatica*, *Oxytropis ambigua*, *Phlomis tuberosa*, *Poa attenuata*, *P. sibirica*, *Polygala hybrida*, *Polygonum alpinum*, *P. bistorta*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens*, *P. campanella*, *Potentilla crebridens*, *Saussurea controversa*, *Schizonepeta multifida*, *Senecio praticola*, *Silene repens*, *Tragopogon orientalis*, *Trifolium lupinaster*, *Veronica porphyriana*.

В нижних поясах, особенно в лесном, но нередко и в нижней части субальпийского в составе луговых степей наиболее постоянны *Achyrophorus maculatus*, *Adenophora coronopifolia*, *Allium nutans*, *Artemisia laciniata*, *A. macrantha*, *Bromopsis pumpelliana*, *Caragana arborescens*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Elymus komarovii* (один из доминантов остепненных лугов), *Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Pedicularis elata*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. krylovii*, *S. sibirica*, *Thalictrum petaloideum* (только на северном макросклоне), *Valeriana dubia* и др. В высокогорном поясе представлены криофильные варианты луговых степей и субальпийские остепненные луга с высокой встречаемостью, а иногда содоминированием *Festuca kryloviana*, *F. altaica*, *Ptilagrostis mongholica*, *Kobresia myosuroides* (этот вид в большом обилии отмечен и в нижних поясах — в долинах рек, где имеют место температурные инверсии), *Anemonastrum crinitum*, *Artemisia phaeolepis*, *Aulacospermum anomalum*, *Patrinia sibirica*, *Saussurea baicalensis*, *S. schanginiana*, *Pedicularis lasiostachys* и т. д. Остепненные субальпийские луга сходного состава указываются и для горных систем аридных районов Южной Тувы (Красноборов, 1986).

Помимо приведенных примеров довольно обычных видов, представляют интерес виды редкие, с узкой экологической амплитудой в районе Курайского хребта: *Anemone sylvestris*, *Astragalus vaginatus*, *Calamagrostis epigeios* (долина р. Нижний Ильдугем), *Campanula wolgensis*, *Castileja pallida* (урочище Кызылшин в Чуйской котловине), *Hieracium echioides* (долина р. Мёна), *Iris bloudovii*, *Oxytropis pilosa* (долина р. Курай), *Polygonatum odoratum*, *Potentilla evestita*, *Primula macrocalyx*, *Rosa spinosissima*, *Veronica kryloviana* и т. д. Многие из этих видов, вероятно, имеют здесь либо высотный предел распространения, либо находятся на границе своего ареала.

Для большинства видов луговых степей характерны широкая экологическая амплитуда и двойственность ценотической природы (Носова, 1973). Особенно это свойственно луговым видам и представителям разнотравных лесов (*Alo-*

---

[1] Номенклатура видов принята по С. К. Черепанову (1981).

pecurus pratensis, *Polemonium coeruleum*, *Trifolium lupinaster*, *Pedicularis incarnata*, *Adonis apennina*, *Geranium pseudosibiricum* и т. д.).

В географической структуре видового состава преобладает евразиатский элемент — 86 видов (46 %). Азиатский ареал имеет 71 вид (39 %). Виды других географических элементов менее характерны (голарктических 23 (13 %), азиатскоамериканских и космополитов по 2 вида).

Для выяснения флористических закономерностей развития лугово-степной растительности наибольший интерес представляют евразиатский и азиатский элементы, которые можно довольно четко подразделить на более дробные группы видов.

1. Евразиатский тип ареала. Сюда относится 28 видов (15 %), распространенных по всей Евразиатской степной области и по горным системам Евразии (преимущественно от Средней Европы до Тихого океана) (*Anemone sylvestris*, *Artemisia laciniata*, *Dianthus superbus*, *Poa angustifolia*, *Polygonum alpinum*, *Campanula rotundifolia* и др.).

2. Евросибирско-центральноазиатский тип ареала. Виды, распространенные в Европе, Сибири и горных системах Центральной Азии, по В. И. Грубову (1963) (Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памир, Тибет, Гималаи), сюда входит 28 видов (16 %), таких как *Fragaria viridis*, *Helictotrichon pubescens*, *Phlomis tuberosa*, *Polygala hybrida*, *Campanula sibirica* и др.

3. Евросибирский тип ареала. Виды, ограниченные в своем распространении Европой и Сибирью. Всего 30 видов (15 %) (*Campanula glomerata*, *Achyrophorus maculatus*, *Carex tomentosa*, *Linaria acutiloba*, *Silene viscosa*, *Primula macrocalyx*, *Tragopogon orientalis* и др.).

4. Североазиатский тип ареала. Сюда входит 9 видов (5 %), широко распространенных в пределах Азии (*Androsace lactiflora*, *Eritrichium pectinatum*, *Iris bloudovii*, *Gastrolychnis brachypetala*, *Saussurea schanginiana*, *Stipa krylovii*, *S. sibirica*, *Thalictrum petaloideum*, *Thesium refractum*).

5. Сибирско-восточноазиатский тип ареала. С таким ареалом насчитывается 16 видов (9 %) (*Aconitum barbatum*, *Adenophora coronopifolia*, *Astragalus adsurgens* (s. l.), *Schizonepeta multifida* и др.).

6. Сибирскомонгольский тип ареала. 10 (5 %) видов, ограниченных в своем распространении Сибирью и Северной Монголией: *Caragana arborescens*, *Elymus transbaicalensis*, *Myosotis imitata* (*Myosotis suaveolens*), *Potentilla crebridens*, *Senecio praticola*, *Anemonastrum crinitum*, *Artemisia dolosa*, *Saussurea baicalensis*, *Eremogone formosa*, *Stevenia cheiranthoides*).

7. Южносибирско-центральноазиатский тип ареала. Включает 30 видов (15 %), распространенных в Южной Сибири (в основном в алтае-саянской провинции) и в горных системах Центральной Азии (Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памир, Тибет, Гималаи), таких как *Aulacospermum anomalum*, *Hedysarum neglectum*, *Pedicularis elata*, *Serratula algida*, *Valeriana dubia*, *Elymus schrenkianus* и др.

8. Алтаесаянский тип ареала. Всего 6 видов (3 %) (*Euphrasia syreitschikovii*, *Galatella altaica*, *Astragalus vaginatus*, *Astragalus multicaulis*, *Pedicularis lasiostachys*, *Thymus altaicus*).

Малое количество узких эндемиков указывает на то, что рассматриваемый флористический комплекс в целом формировался на обширных территориях в условиях слабой географической изоляции.

Как видим, большинство представителей флоры (61 %) связано в своем распространении с Евразиатской степной областью, особенно с ее евросибирской частью, а также с горными системами Южной Сибири и Центральной Азии. Большое сходство флоры лесостепей Восточной Европы и Западной Сибири, по-видимому, дало основание Е. М. Лавренко (1947) выделить Евросибирскую лесостепную область, которая позже (Исаченко, Лавренко, 1980) была объединена с Евразиатской степной областью и разделена на 2 провинции.

По данным «Флоры Западной Сибири» (1927—1964), 93 вида из 184 (примерно 50 %) имеют на территории Западно-Сибирской равнины свою северную границу ареала в пределах 52—62° с. ш., что совпадает с границами лесостепи и зоной южной тайги, куда проникает значительная часть лугово-степных элементов. Это свидетельствует о тесной флористической связи горных луговых степей Алтая с западно-сибирской провинцией Евразиатской степной области.

На таком фоне резко ослаблены связи с Восточной Азией (с Даурско-Маньчжурскими степями), что может служить главным отличием луговых степей Алтая от восточносибирских, расположенных восточнее Предбайкалья.

Многие исследователи (Крашенинников, 1937, 1939; Лавренко, 1942; Пономарев, 1949; Быков, 1979) признают существование в горах Южной Сибири, Центральной Азии и в примыкающих к ним мелкосопочных массивах центра развития и распространения степных и лесостепных флористических комплексов, которые оказали существенное влияние на развитие всей Евразиатской степной области. Территория Курайского хребта находится на западном крыле Южно-Сибирского центра (Лавренко, 1942) или Алтайско-Монгольской области (Быков, 1979).

По данным Л. М. Носовой (1973), многие представители луговых степей европейской части СССР (*Achyrophorus maculatus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Phlomis tuberosa*, *Stipa pennata* и др.) находятся в горных условиях Южной Сибири и Средней Азии в области эколого-фитоценотического оптимума и общим очертанием ареалов совпадают с выделенными нами 1—3-м типами ареалов евразиатских растений, которые в целом соответствуют горным подклассам ареалов, установленных Носовой.

В луговых степях Курайского хребта 32 вида в своем распространении захватывают лишь довольно узкую полосу на востоке Европы, от Заволжья до Урала, а большинство остальных видов распространено в основном в Сибири и по горным цепям далеко вдается в Центральную Азию.

Данные спорово-пыльцевого анализа кошагачской свиты позволяют предполагать наличие на исследуемой территории степных группировок по южным и восточным склонам среди горно-лесной растительности уже в миоцене (Девяткин, 1965). А сообщества, близкие по составу к современным луговым степям, возможно, появились на Курайском хребте в среднем—верхнем плиоцене, так как на фоне угасающей Тургайской флоры и развивающейся темнохвойной тайги в отложениях кызылгирской свиты впервые для Юго-Восточного Алтая была обнаружена пыльца рода *Larix* (до 5 % от общего количества пыльцы), одного из ценозообразователей горной лесостепи в настоящее время (Девяткин, 1965).

В плейстоцене под влиянием криофилизации климата произошло коренное преобразование луговых степей, связанное с выпадением элементов широколиственных лесов и саванноидов (Пешкова, 1972) и заменой их на бореальные, арктоальпийские и горно-степные. Луговые степи Сибири наряду с другими типами растительности вошли в «плейстоценовый флористический комплекс» (Крашенинников, 1937), который сыграл большую роль в становлении ландшафтов перигляциальной зоны в периоды оледенений (Крашенинников, 1939; Носова, 1973). Плейстоцен — время повышенной активности Южно-Сибирского флористического центра (Быков, 1979).

При рассмотрении ареалов азиатских типов у видов Курайского хребта прослеживается связь многих из них в своем распространении с горными системами северо-востока Азии, Сибири, Центральной и отчасти Средней Азии. При этом довольно отчетливо наблюдается влияние альпийского орогенеза на видообразование и флорогенез в целом под влиянием высотной дифференциации и географической изоляции. Наглядным доказательством может служить наличие замещающих близкородственных с равнинными и низкогорными евразиатскими формами азиатских горных видов.

Примером тому может служить высотное и экологическое замещение видов на Курайском хребте. *Gypsophila altissima*, распространенная от Средней Европы до Даурии, на Курайском хребте встречается на высотах 1220—2000 м над ур. м. Она близка к горному кальцефильному виду *G. cephalotes*, у которого высотный предел произрастания 1800—2400 м над ур. м. и распространен он от Алтая до Памиро-Алая. *Spiraea chamaedryfolia* — евразиатский, преимущественно лесной вид, не достигающий отметок выше 1800 м над ур. м., трудноотличим от *S. flexuosa*, сибирско-восточноазиатского горного вида с высотным диапазоном 1800—2300 м над ур. м. *Artemisia laciniata* — полынь, распространенная от Средней Европы до Северного Китая, викарирует с *A. phaeolepis*, которая занимает ареал от Алтае-Саянской горной страны до Тибета.

Другая группа азиатских горных видов Курайского хребта замещает евразиатские степные и лесостепные виды, отсутствующие на хребте: *Helictotrichon altaicum* (*H. desertorum* subsp. *altaicum*) (Цвелев, 1976) (Даурия—Памир) — *H. desertorum*; *H. hookeri* (азиатскоамериканский горный вид) — *H. schellianum* (*H. hookeri* subsp. *schellianum*) (Цвелев, 1976); *Allium strictum* — *A. lineare*; *Iris bloudovii* — *I. humilis*; *Veronica porphyriana* (*V. spicata* subsp. *porphyriana*) (Еленевский, 1978) (Алтай—Памир) — *V. spicata*, *Ligularia altaica* — *L. glauca*; *Artemisia alcockii* (*A. viridis* auct.) — *A. rupestris* (Крашенинников, 1958). Здесь дан лишь предварительный список подобного замещения видов.

Многие представители луговых степей и остепненных лугов, обычные на равнинах и в нижних поясах гор (*Adonis vernalis*, *Origanum vulgare*, *Peucedanum morissonii*, *Thermopsis lanceolata*, *Lathyrus humilis* и др.), во флоре Курайского хребта отсутствуют из-за экстремальных условий существования изучаемых сообществ на исследуемой территории.

На основе рассмотренного материала можно сделать следующие выводы.

1. Горные луговые степи развивались в тесной взаимосвязи с разнотравными светлыми лесами на основе доледниковой лесной и травянистой растительности в пределах Евразиатской степной области и сопредельных с ней флористических центрах Южной Сибири и Центральной Азии.

2. Горный характер луговых степей хребта подчеркивает состав доминирующих видов. Вместе с доминирующими видами выделяется ядро постоянных видов, присутствующих во всех поясах, — на основании их списка возможно довольно четко восстановить бореально-степной элемент плейстоценового флористического комплекса, который, по мнению И. М. Крашенинникова (1939), наиболее полно сохранился в горах Сибири.

3. Географическая структура видового состава луговых степей и остепненных лугов выявляет значительную роль западного алтайского крыла Южно-Сибирского флористического центра в становлении флоры лесостепей Восточной Европы и Западной Сибири.

4. Наличие во флоре горных азиатских видов, близкородственных видам, распространенным на равнинах и низкогорьях Евразии, показывает прямое влияние на формирование флоры альпийского орогенеза, протекавшего, по всей вероятности, синхронно в условиях тесной флористической связи во многих удаленных друг от друга горных системах Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. Растительность СССР в ее основных зонах. Степи. — В кн.: Вальтер Г., Алехин В. В. Основы ботанической географии. М.; Л.: Биомедгиз, 1936, с. 505—559. — *Быков Б. А.* Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата: Наука, 1979. 108 с. — *Голубев В. Н.* Проблема природы и происхождение растительности луговых степей. — В кн.: Научные чтения памяти Михаила Григорьевича Попова. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1965, с. 10—35. — *Грубов В. И.* Растения Центральной Азии. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 168 с. — *Девяткин Е. В.* Кайнозойские отложения и неотектоника Юго-Восточного Алтая. — Тр. Геолог. ин-та АН СССР, вып. 126, 1965. 244 с. — *Дохман Г. И.* О сущности и происхождении степей Западной Европы. — В кн.: Эколого-ценотические и

географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 62—80. — *Еленевский А. Г.* Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 259 с. — *Заклинская Е. Д.* Типы споровопыльцевых спектров палеогеновых отложений различных физико-географических провинций. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 42—61. — *Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование. — В кн.: Грибова С. А., Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 10—20. — *Калинина А. В.* Растительный покров и естественные ресурсы. — В кн.: Природные условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 162—190. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 120 с. — *Ковалев Р. В., Волковинцер В. И., Хмелев В. А.* Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск: Наука, 1973. 352 с. — *Красноборов И. М.* О «тундростепях» на юге Средней Сибири. — В кн.: Растительность высокогорий. Л.: Наука, 1986, с. 131—136. — *Крашенинников И. М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. бот., 1937, № 4, с. 16—45. — *Крашенинников И. М.* Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Сов. бот., 1939, № 6—7, с. 67—99. — *Крашенинников И. М.* Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia.* — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 62—128. — *Крашенинников И. М., Тюлина Л. Н.* К систематике, экологии и ценологии некоторых видов *Artemisia.* — Бот. журн., 1949, т. 34, № 4, с. 341—351. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Хакассии. Новосибирск: Наука, 1976. 424 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Улуг-Хемского района Тувинской АССР. — В кн.: Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982, с. 5—28. — *Куминова А. В.* Основные черты и закономерности растительного покрова. — В кн.: Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985, с. 16—47. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—267. — *Лавренко Е. М.* О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области. — Сов. бот., 1942, № 1—3, с. 39—50. — *Лавренко Е. М.* Европейско-Сибирская лесостепная область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 87—94. — *Лавренко Е. М.* Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. — В кн.: Вопросы ботаники. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 157—173. — *Лавренко Е. М.* Крымско-Кавказско-Западноиранские горные степи. — В кн.: Грибова С. А., Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 265—272. — *Маскаев Ю. М.* Растительность бассейна р. Кантегир (Западный Саян). — В кн.: Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982, с. 174—183. — *Намзалов Б. Б.* Закономерности высотного распределения степных сообществ Алашского плато Тувинской АССР. — Экология, 1979, № 4, с. 43—52. — *Носова А. М.* Флорогеографический анализ Северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 188 с. — *Огуреева Г. Н.* Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 193 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 208 с. — *Пономарев А. Н.* О лесостепном флористическом комплексе Северного и северной части Среднего Урала. — Бот. журн., 1949, т. 34, № 4, с. 288—381. — *Рещиков М. А.* Степи Западного Забайкалья. М.: Наука, 1961. 171 с. — *Соболевская К. А.*, Растительность Тувы. Новосибирск: Изд-во Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1950. 139 с. — *Степанова Е. Ф.* Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. 433 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Флора* Западной Сибири. Т. 1—12. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1927—1964. 3550 с. — *Хохряков А. П.* Степная флора в бассейне р. Колымы. — В кн.: Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 218—231. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Шоба В. А.* О горизонтальной структуре лесостепи урочища Калбак-Арга. — В кн.: Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука, 1982, с. 168—174. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. — В кн.: Тр. Монгольской комиссии. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 1—223. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 28 X 1986.

УДК 581.55 Бот. журн., т. 73, № 6

А. А. Маслов

К АНАЛИЗУ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ МЕТОДОМ ИТЕРАЦИЙ

A. A. MASLOV. ON THE ITERATION METHOD IN THE ANALYSIS OF HORIZONTAL STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF FOREST PLANTS

При помощи метода итераций изучена горизонтальная структура ценопопуляций растений в восьми условно-коренных типах леса. Показано, что в разных сообществах ценопопуляции одного вида могут иметь весьма различное размещение. Довольно тесно тип размещения видов по площади связан с характером их размножения. Какой-либо связи между обилием вида в сообществе и равномерностью его размещения не обнаружено. С помощью индикационных экологических шкал сделан вывод о том, что главным фактором, определяющим тип горизонтальной структуры ценопопуляций, является однородность или неоднородность среды сообществ.

Характер размещения по площади особей или учетных единиц — один из важнейших признаков любой ценопопуляции растений. Однако реальные типы размещения в природных сообществах изучены еще крайне недостаточно. В связи с этим, анализируя размещение разных видов в пределах одного сообщества и одного вида в пределах разных сообществ, мы хотели на практике проверить ряд дискуссионных положений, встречающихся в литературе (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

Первое из них состоит в том, что тип размещения вида связан, хотя и не абсолютно, с характером его размножения. Исходя из этого можно ожидать, что вегетативно неподвижные или малоподвижные виды должны размещаться по площади более равномерно, чем вегетативно подвижные. Второе положение касается связи между характером размещения вида и его обилием. Обычно считают, что чем обильнее вид, тем в общем более равномерно распределен он по площади (Василевич, 1969; Кашапов и др., 1970; Миркин, Розенберг, 1978). Последние авторы прямо пишут, что «нормальное (имеется в виду случайное. — *А. М.*) распределение вида — показатель условий оптимума для его развития» (с. 29). Третье положение состоит в том, что неравномерность размещения видов связана с неоднородностью среды сообществ.

Объекты и методика

На территории лесных заповедных участков Московской обл. (Рысин, Савельева, 1985) изучены 8 лесных сообществ: сосняк-зеленомошник (70 лет), сосняк-черничник (60), сосняк-долгомошник (55), сосняк сфагновый (90), ельник с осиной неморально-кисличный (80), липо-ельник волосистоосоковый (90), ельник-черничник (95) и ельник сфагновый (90). Большинство изученных типов леса можно отнести к категории условно-коренных.

Для описания травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на постоянных пробных площадях применяли трансекты длиной 40—70 м, состоящие из примыкающих друг к другу площадок размером 0.2×0.2 м. Число площадок составляло от 1000 до 4000 на пробную площадь. На каждой площадке отмечали присутствие напочвенных мхов и лишайников, укоренившихся побегов сосудистых растений, самосева деревьев. Всходы трав и кустарничков не учитывали. В камеральных условиях на основании отметок присутствия по каждому виду составляли точечную картосхему его распространения по пробной площади.

В дальнейшую обработку брали виды со встречаемостью от 1 до 90 %, исключив малозначимые и повсеместно распространенные виды. В связи с этим

из доминантов в обработку не попали: в сосняке-зеленомошнике и сосняке-черничнике — *Pleurozium schreberi*;[1] в сосняке сфагновом — *Eriophorum vaginatum* и *Sphagnum* sp. sp.; в ельнике с осиной неморально-кисличном — *Oxalis acetosella*.

Выбор конкретного метода анализа неравномерности размещения во многом определяется особенностями полевой методики. Мы остановились на так называемом методе итераций (Терентьев, 1964), специально предназначенном для анализа данных по присутствию—отсутствию на трансектах. Основную идею метода предложил P. V. Krishna-Iyer (1949 и др., цит. по: Pielou, 1969). Близкие подходы применяли также E. W. Jones (1955), E. C. Pielou (1962), A. J. Catana (1964), M. Godron и J. M. Camarasa (1977), Ph. Daget (1982). Подробно описаны метод итераций и его применение в работах В. И. Василевича (1969, 1970); в последнее время его использовал В. И. Валуцкий (1986).

Отмечая на каждой площадке присутствие вида знаком плюс, а отсутствие — знаком минус, мы получаем для трансекты такую последовательность: ++ —— + — ++++ ——. Очередность знаков соответствует положению площадок на трансекте. Каждая группа соседних площадок, состоящая целиком из плюсов или целиком из минусов, называется итерацией. В данном примере всего 6 итераций.

Суть метода состоит в сравнении найденного числа итераций с ожидаемым при условии, что пустые и занятые площадки чередуются случайно. Разница между найденным и ожидаемым числом итераций оценивается с помощью критерия Стъюдента t.

Для оценки характера распределения вида П. В. Терентьев (1964) дает следующую шкалу:

$t > +2$ — наблюдается регулярное распределение

t от 0 до ± 2 — случайное распределение

$t < -2$ — контагиозное распределение

Ее же использовал в своей работе Василевич (1970), при этом 29 из рассмотренных им 30 видов показали контагиозный тип распределения. Это вполне соответствует выводу P. Greig-Smith (1979), согласно которому случайное (а тем более регулярное) распределение — большая редкость даже при работе на небольших пробных площадях.

В связи с этим нам представляется целесообразным дополнить шкалу Терентьева рядом более дробных категорий и считать распределение вида по площади:

при t от -2 до -6 — слабо контагиозным

при t от -6 до -10 — контагиозным

при $t \leqslant -10$ — сильно контагиозным

Следует, однако, сразу оговорить формальность данного подразделения, поскольку взятые границы не представляют собой доверительных интервалов, а подобраны эмпирически (Маслов, 1987).

При расчете показателя t, в связи с тем что на одной пробной площади трансект было несколько, для каждой из них определяли фактическое и ожидаемое число итераций, которые затем суммировали по всем трансектам. Список всех включенных в обработку видов с указанием встречаемости и показателя неравномерности размещения t приводится в табл. 1.

---

[1] Названия мхов даются по В. М. Мельничуку (1970), сосудистых растений — по В. Н. Ворошилову и др. (1966).

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость видов и показатель неравномерности их размещения *t*

Вид	Тип леса							
	СЗ	СЧ	СД	СС	ЕНК	ЛЕ	ЕЧ	ЕС
Aegopodium podagraria	—	—	—	—	20.4/7.7	14.5/7.8	—	—
Agrostis tenuis	1.4/5.2	—	—	—	—	—	—	—
Ajuga reptans	—	—	—	—	—	1.7/5.0	—	—
Andromeda polifolia	—	—	—	3.2/2.7	—	—	—	—
Asarum europaeum	—	—	—	—	5.1/4.6	5.1/5.3	—	—
Calamagrostis arundinacea	—	9.1/8.3	3.3/7.5	—	3.8/5.3	10.0/6.3	38.8/7.5	15.9/10.8
C. epigeios	2.1/8.4	10.0/5.2	1.7/3.8	—	—	—	—	—
Carex digitata	—	—	—	—	13.6/2.6	3.9/3.8	2.5/1.9	—
C. globularis	—	—	2.4/7.7	—	—	—	—	—
C. pediformis	—	—	—	—	—	2.2/6.6	—	—
C. pilosa	—	—	—	—	—	90.1/7.4	—	—
Chamaedaphne calyculata	—	—	—	35.3/3.8	—	—	—	—
Convallaria majalis	—	—	—	—	—	1.9/2.0	—	—
Dryopteris linnaeana	—	—	—	—	63.6/10.5	—	—	—
Festuca ovina	12.1/9.3	—	—	—	—	—	—	—
Galeobdolon luteum	—	—	—	—	75.8/3.5	82.5/7.7	—	—
Goodyera repens	—	3.4/6.7	—	—	—	—	2.9/10.9	—
Ledum palustre	—	—	—	13.8/7.5	—	—	—	—
Luzula pilosa	3.0/4.9	17.1/6.4	4.1/6.3	—	7.2/2.7	1.3/2.6	38.0/4.2	16.0/7.2
Majanthemum bifolium	—	1.3/5.6	—	—	18.3/2.3	5.5/2.1	25.7/9.8	2.7/8.9
Melampyrum pratense	3.8/5.7	7.3/3.8	5.5/3.4	—	—	—	19.1/2.8	13.6/4.9

Вид	Тип леса							
	СЗ	СЧ	СД	СС	ЕНК	ЛЕ	ЕЧ	ЕС
Milium effusum	—	—	—	—	5.9/6.3	—	—	—
Orobus vernus	—	—	—	—	—	6.1/0.4	—	—
Orthilia secunda	—	—	—	—	2.7/4.2	—	—	—
Oxalis acetosella	—	—	—	—	—	1.8/16.0	1.1/8.3	—
Picea abies juv.	—	—	—	—	—	1.7/1.1	—	—
Pinus sylvestris juv.	3.4/1.2	—	4.8/1.3	12.9/1.2	—	—	—	—
Pteridium aquilinum	—	10.8/1.0	—	—	—	—	1.4/1.6	—
Pulmonaria obscura	—	—	—	—	—	18.2/5.7	—	—
Rubus saxatilis	—	—	—	—	12.0/3.8	4.6/1.9	—	—
Stellaria holostea	—	—	—	—	43.9/5.9	36.9/6.6	—	—
Trientalis europaea	—	10.1/5.6	1.3/5.6	—	8.6/1.2	—	40.6/5.0	12.6/8.7
Vaccinium myrtillus	18.5/11.7	63.9/10.1	60.4/10.8	26.4/8.1	12.8/6.5	—	78.4/6.1	49.0/9.4
V. oxycoccus	—	—	—	58.1/6.4	—	—	—	—
V. uliginosum	—	—	—	15.0/6.2	—	—	—	—
V. vitis-idaea	29.8/10.2	61.5/5.7	47.5/7.2	6.0/8.3	—	—	11.4/5.2	14.0/8.4
Atrichum undulatum	—	—	—	—	—	3.9/10.1	—	—
Aulacomnium palustre	—	22.9/8.9	24.8/7.4	2.6/9.6	—	—	—	—
Cladonia rangiferina + C. sylvatica	7.1/8.0	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum rugosum	50.3/8.6	47.6/8.6	30.7/8.9	—	—	—	33.5/9.8	7.5/9.6
D. scoparium	—	—	1.3/5.9	—	—	—	2.8/7.1	10.3/8.6
Hylocomium splendens	2.8/9.1	13.5/9.7	1.8/9.6	—	—	—	3.3/8.4	1.5/9.6
Mnium cuspidatum	—	—	—	—	—	5.7/10.4	—	—

Вид	Тип леса							
	СЗ	СЧ	СД	СС	ЕНК	ЛЕ	ЕЧ	ЕС
Pleurozium schreberi	—	—	71.6 / 11.5	7.2 / 9.9	—	—	75.4 / 11.5	35.0 / 13.4
Pohlia nutans	—	—	—	—	—	—	—	5.6 / 8.7
Polytrichum commune	—	6.6 / 9.8	64.2 / 10.5	—	—	—	14.0 / 8.3	20.3 / 13.0
P. juniperinum	4.9 / 9.1	—	—	—	—	—	—	—
P. strictum	—	—	1.6 / 4.7	6.6 / 9.0	—	—	—	—
Rhodobryum roseum	—	—	—	—	—	—	10.8 / 8.4	2.5 / 11.2
Sphagnum girgensohnii	—	3.7 / 12.5	—	—	—	—	15.7 / 13.0	65.6 / 14.7
Sphagnum sp. sp.	—	—	36.8 / 12.2	—	—	—	—	—
Число площадок, тыс.	2	2	4	1	2.8	2.8	2	2.1

Примечание. В числителе — встречаемость, %; в знаменателе — величина $|t|$ (все значения t отрицательные). СЗ — сосняк-зеленомошник, СЧ — сосняк-черничник, СД — сосняк-долгомошник, СС — сосняк сфагновый, ЕНК — ельник неморально-кисличный, ЛЕ — липо-ельник волосистоосоковый, ЕЧ — ельник-черничник, ЕС — ельник сфагновый. Из видов *Sphagnum* sp. sp. доминируют *S. fallax* и *S. girgensohnii*.

Результаты и обсуждение

Рассмотрим вначале вопрос о том, как тип размещения видов связан с характером их размножения. Для этого, опираясь частично на данные О. В. Смирновой (1987), разделим все виды на 3 условные группы. К первой из них отнесем вегетативно неподвижные и малоподвижные *Carex digitata*, *Melampyrum pratense*, *Orobus vernus*, *Asarum europaeum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca ovina*, *Luzula pilosa*, *Pulmonaria obscura* и самосев сосны и ели. Во вторую группу войдут все остальные вегетативно подвижные виды сосудистых растений. В третью — виды мхов и лишайников.

Как хорошо видно из табл. 1, самосев сосны и ели во всех случаях распределен по площади сообществ случайно. Только случайное или слабо контагиозное распределение характерно и для *A. europaeum*, *C. digitata*, *M. pratense*, *O. vernus*, *P. obscura*. Вместе с тем *L. pilosa* лишь в половине случаев имеет слабо контагиозный тип размещения, а рыхлокустовой *C. arundinacea* и даже плотнокустовая *F. ovina*, как правило, распределены по площади контагиозно. Несмотря на это, в целом для малоподвижных видов первой группы, во всяком случае, не характерно сильно контагиозное размещение (исключение — *C. arundinacea* в ельнике сфагновом).

Среди видов, отнесенных к обширной группе вегетативно подвижных, имеются значительные различия в характере распределения по площади. Слабо

контагиозное и даже случайное распределение обнаружены у *Rubus saxatilis* и *Trientalis europaea*. Другие виды (например, *Majanthemum bifolium*) заметно меняют тип своего размещения в разных сообществах. Наконец, длиннокорневищные (по классификации Любарского, 1967) *Aegopodium podagraria*, *Carex globularis*, *Dryopteris linnaeana*, *Vaccinium myrtillus* имеют исключительно контагиозное и сильно контагиозное размещение.

Высокую степень стабильности пространственной структуры ценопопуляций длиннокорневищных видов отмечали также Н. М. Григорьева с соавторами (1977). Однако и здесь наличие общей тенденции не исключает видовых различий в размещении. Так, *Vaccinium vitis-idaea*, для которой характерно очень длинное (до 18 м) корневище (Баландина, Вахромеева, 1978), во всех сообществах распределена по площади значительно более равномерно, чем *V. myrtillus*, длина корневищ которой не превышает 7—9 м (Любарский, 1964; Баландина, Вахромеева, 1980). При этом следует подчеркнуть, что на 1 надземный побег у *V. vitis-idaea* приходится 40—60, а у *V. myrtillus* — 40—90 см длины корневища (Любарский, 1964; Кирикова, 1983).

Исключением среди вегетативно подвижных видов является *Pteridium aquilinum*, для вай которого и в сосняке, и в ельнике-черничнике характерно случайное распределение по площади. Хорошее объяснение этому явлению дает Н. И. Шорина (1981). По ее данным, вайи орляка возникают спонтанно то в одном, то в другом месте сложной, необычайно громоздкой системы корневищ, ежегодно перемещаясь по ней. Добавим к этому, что одна вайя приходится на 1.5—3 м длины магистрального корневища. Таким образом, из-за постоянного изменения положения вай в зарослях орляка отсутствуют постоянные центры закрепления и активного фитоценотического воздействия его на среду.

Что касается мхов и лишайников, то, по нашим данным, для них характерны почти исключительно контагиозное и сильно контагиозное распределения. Всего лишь раз в сосняке-долгомошнике мы наблюдали слабо контагиозное размещение *Polytrichum strictum* и *Dicranum scoparium*. Малый диаметр пятен, образуемых ими, связан с тем, что первый вид приурочен в основном к небольшим старым муравейникам, а второй — к полуразложившимся древесным остаткам. В других сообществах эти же виды имели контагиозное размещение.

Обратимся ко второму положению, которое касается связи между обилием вида в сообществе и характером его размещения по площади. Принято считать, что наибольшее участие в сообществе имеют виды, близкие в данных условиях к своему ценотическому оптимуму. По мнению Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга (1978), такие виды, ничем не ограниченные в данных условиях, распределяются по площади равномерно (случайно).

Чтобы проверить этот тезис, высказывавшийся и другими авторами (Янтурин, 1981; Титов, Шереметьев, 1984), рассмотрим размещение одних и тех же видов в пределах разных сообществ, где они, естественно, имеют и разное участие. Из табл. 1 видно, что, несмотря на 6-кратную разницу в обилии (78 % в ельнике-черничнике и 13 в ельнике неморально-кисличном), *Vaccinium myrtillus*, например, имеет в этих сообществах одинаковый тип размещения. То же можно сказать и о *Trientalis europaea* при встречаемости 41 и 10 %, и *Polytrichum commune* — при встречаемости 64 и 20 %. Список видов здесь можно продолжить, и в результате мы будем вынуждены признать, что никакой связи между обилием вида и равномерностью его размещения обнаружить не удается. К такому же выводу пришли ранее B. N. Singh и K. Das (1939, цит. по: Василевич, 1969). Не случайно Миркин в своей монографии (1985 : 25) высказывается гораздо более осторожно, чем раньше: «биологические особенности вида, . . . ценотический фактор и микровариации условий среды делают во многих случаях картину размещения особей . . . в сообществе трудно интерпретируемой. Есть виды, для которых индикатором процветания может служить контагиоз-

ное размещение, в то время как для других благоприятность ценотических условий выражается случайным распределением особей в пространстве».

Однако чем объяснить столь сильные различия в результатах, полученных разными авторами? Немалую роль здесь несомненно играют различия в объектах, поскольку Б. М. Миркин, Р. Ш. Кашапов, С. Н. Янтурин, Ю. В. Титов и другие исследователи работали почти исключительно на лугах и в степях. И здесь мы должны перейти к вопросу об однородности среды сообществ и о влиянии данного фактора на характер размещения доминантов.

Даже в том случае, когда обилие вида в сообществе достаточно велико, наиболее равномерное размещение мы будем наблюдать лишь в условиях полностью однородной среды сообщества. Наилучшим образом это условие, по-видимому, выполняется на лугах. Наоборот, при высоком обилии и сильно неоднородной среде сообщества размещение вида по площади будет максимально неравномерным. Ситуация эта характерна для лесов, где исходная неоднородность среды резко усиливается в процессе жизнедеятельности самих растений (Маслов, 1987). Таким образом, под средой сообществ мы понимаем в данном случае фитосреду. Что касается видов с малым обилием, то неоднородность среды сообществ не должна существенно сказываться на характере их размещения по площади.

Чтобы доказать правильность последних положений, необходимо было привлечь данные о среде. С этой целью использованы индикационные экологические шкалы H. Ellenberg (1979) и E. Landolt (1977), успешно примененные нами ранее (Маслов, 1985). Для каждой площадки размером 0.2×0.2 м при помощи шкал были рассчитаны средние значения освещенности (*L*), влажности (*F*), реакции (*R*) и содержания в почве доступного азота (*N*), органики (*H*). Затем по каждому из пяти факторов в пределах сообществ рассчитаны коэффициенты вариации (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты вариации значений пяти факторов среды *

Тип леса	*L*	*F*	*R*	*N*	*H*
Сосняк-зеленомошник	20	17	23	26	14
Сосняк-черничник	15	12	23	20	9
Сосняк-долгомошник	15	11	20	17	6
Сосняк сфагновый	15	12	24	30	3
Ельник неморально-кисличный	14	7	15	14	5
Липо-ельник	10	4	9	9	6
Ельник-черничник	19	9	14	16	7
Ельник сфагновый	24	13	25	21	10

* Пояснения см. в тексте.

Как хорошо видно из табл. 2, в целом наиболее однородной среда является в липо-ельнике и ельнике неморально-кисличном. Наоборот, наибольший разброс значений по большинству факторов среды наблюдается в ельнике сфагновом и сосняке-зеленомошнике. Сравнение этих данных с характером размещения видов (табл. 1) позволяет сделать вывод о том, что однородность или неоднородность среды является главным фактором, определяющим тип горизонтальной структуры ценопопуляций в пределах ограничений, связанных с характером размножения. Действительно, нехарактерное для *Calamagrostis arundinacea* сильно контагиозное размещение наблюдается именно в ельнике сфагновом с сильно неоднородной средой. Напротив, в липо-ельнике и в ельнике неморально-кисличном размещение вида наиболее близко к равномерному.

Ту же закономерность легко проследить на примере *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus* и других видов. Что касается мхов, то в разных сообществах их тип размещения по площади почти не меняется. Особенности размещения, связанные с характером размножения и с формами роста, явно превалируют у них над особенностями размещения, связанными с неоднородностью среды.

Полученные результаты, конечно, не исключают возможности действия и других механизмов, определяющих тип горизонтальной структуры ценопопуляций. Так, даже в однородной среде характер размещения вида может зависеть от богатства субстрата. Как показали в специальном эксперименте A. J. Slade и M. J. Hutchings (1987), на бедной почве клоны *Glechoma hederacea* образуют длинные междоузлия, что приводит к более равномерному размещению рамет по площади. В обогащенном песке этот же вид образует короткие междоузлия, и контагиозность размещения рамет возрастает.

Определенные изменения в характере размещения видов по площади должны, вероятно, происходить и в процессе возрастной динамики их ценопопуляций. Однако имеющиеся здесь данные противоречивы, и этот вопрос, видимо, должен решаться для каждого вида индивидуально (Григорьева и др., 1977). Вместе с тем попытки совместного пространственно-временного анализа динамики ценопопуляций представляют большой интерес. Примером такого анализа может служить работа Ю. И. Самойлова с соавторами (1976). Изучая размещение *Festuca ovina* в лишайниковом сосняке, эти авторы показали, что после низового пожара популяция овсяницы имеет слабо контагиозное размещение. С разрастанием покрова из лишайников конденсированность групп особей овсяницы усиливается до средних расстояний в группе 3—5 см, однако затем смыкание лишайников постепенно приводит к изреживанию популяции и к ее гибели.

Если принять, что в изученном нами сосняке лишайниково-зеленомошном, где идет демутация после низового пожара, динамика ценопопуляции *F. ovina* близка к таковой в сосняке лишайниковом, то полученное для данного вида высокое значение t (табл. 1) даст указание на стадию сукцессии, приблизительно равноудаленную как от начальной, так и от заключительной.

Таким образом, полученные нами результаты позволяют утверждать, что связь между характером размножения видов и типом их размещения по площади в лесных сообществах существует. Малоподвижные виды в большинстве случаев размещены по площади более равномерно, чем подвижные, однако из этого правила есть много исключений, связанных с биологией отдельных видов. Кроме того, в разных сообществах ценопопуляции одного вида могут иметь весьма различный характер размещения.

Не обнаружено какой-либо связи между обилием вида в сообществе и равномерностью его размещения по площади. Контагиозный и даже сильно контагиозный типы размещения вида нельзя априорно считать доказательством неблагоприятности для него ценотических условий.

В разных сообществах характер размещения вида сильно зависит от однородности среды. Удалось показать, что в более однородной среде все виды сосудистых растений распределены по площади более равномерно. Это позволяет считать тип горизонтальной структуры ценопопуляций отдельных видов индикатором однородности среды сообществ. Что касается мхов, то их тип размещения (чаще сильно контагиозный) мало зависит от неоднородности среды.

ЛИТЕРАТУРА

Баландина Т. П., *Вахромеева М. Г.* Брусника обыкновенная. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М.: Изд-во МГУ, 1978, с. 167—178. — *Баландина Т. П.*, *Вахромеева М. Г.* Черника обыкновенная. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 132—146. — *Валуцкий В. И.* Выявление неравномер-

ности распределения видов в болотных сфагновых сообществах методом итераций. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1986, № 13/2, с. 3—9. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Василевич В. И.* Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ. — В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970, с. 66—83. — *Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н.* Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с. — *Григорьева Н. М., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В.* Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений. — В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977, с. 20—36. — *Кашапов Р. Ш., Коломенцев М. П., Антипов Е. А.* и др. Анализ действия удобрений на распределение видов по площади луговых фитоценозов в условиях настоящих и остепненных лугов. — В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970, с. 130—144. — *Кирикова Л. А.* Размещение подземных частей *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в зеленомошно-лишайниковом сосняке. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1083—1085. — *Любарский Е. Л.* К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков. — В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во КГУ, 1964, с. 290—312. — *Любарский Е. Л.* Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во КГУ, 1967. 181 с. — *Маслов А. А.* О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2. Идентификация осей экологическими факторами. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1985, т. 90, вып. 4, с. 107—117. — *Маслов А. А.* Количественный анализ горизонтальной структуры нижних ярусов лесных сообществ: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1987. 22 с. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов Средней полосы и Юга Европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 442 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Рысин Л. П., Савельева Л. И.* Лесные заповедные участки. М.: Агропромиздат, 1985. 168 с. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н., Авеpинцева С. Г.* Анализ размещения овсяницы овечьей в лишайниковом сосняке. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1976, с. 88—89. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с. — *Терентьев П. В.* Применение метода итераций в количественном учете животных. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Т. 3. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 105—110. — *Титов Ю. В., Шереметьев С. Н.* Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, № 6, с. 40—51. — *Шорина Н. И.* Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 213—232. — *Янтурин С. Н.* Влияние экологических факторов на горизонтальную структуру лугового сообщества: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Казань, 1981. 22 с. — *Catana A. J.* A distribution—free method for the determination of homogeneity in distance data. — Ecology, 1964, vol. 45, N 3, p. 640—641. — *Daget Ph.* Approche de la structure de la vegétátion par l'analyse des intervalles dans une sequence d'unites d'échantillonnage. — Bul. Soc. Bot. France, Let. Bot., 1982, vol. 129, N 2, p. 139—148. — *Ellenberg H.* Zeigerwert der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica. Bd 9. 2 Aufl. Göttingen, 1979. 97 S. — *Godron M., Camarasa J. M.* Un test hypergeometrique direct pour analyser l'hétérogénéité d'un échantillon «lineáre». — Oecol. Plant., 1977, vol. 12, N 1, p. 87—88. — *Greig-Smith P.* Pattern in vegetation. — J. Ecol., 1979, vol. 67, N 3, p. 755—779. — *Jones E. W.* Ecological studies on rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. — J. Ecol., 1955, vol. 43, N 2, p. 564—594. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröf. Geobot. Inst. ETH, Hf 64, Zürich, 1977. 208 S. — *Pielou E. C.* Runs of one species with respect to another in transects through plant populations. — Biometrics, 1962, vol. 18, p. 579—593. — *Pielou E. C.* An introduction to mathematical ecology. New York: Wiley-Interscience, 1969. 286 p. — *Slade A. J., Hutchings M. J.* The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. — J. Ecol., 1987, vol. 75, p. 95—112.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
п/о Успенское Московской обл.

Получено 10 XII 1987.

УДК 581.526.3(08)(477) Бот. журн., т. 73, № 6

В. М. Клоков, Г. А. Карпова

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ ШКОЛЫ БРАУН-БЛАНКЕ ДЛЯ КЛАССИФИКАЦИИ СООБЩЕСТВ БОЛОТНОЦВЕТНИКА ЩИТОЛИСТНОГО *NYMPHOIDES PELTATA* НА УКРАИНЕ

V. M. KLOKOV, G. A. KARPOVA. THE APPLICATION OF METHODS OF BRAUN-BLANQUET SCHOOL FOR CLASSIFICATION OF *NYMPHOIDES PELTATA* COMMUNITIES IN THE UKRAINE

Проведен ценотический анализ группировок *Nymphoides peltata* в трех устьевых областях рек (Дунай, Днестр, Днепр), использованы флористические принципы школы Браун-Бланке. В результате в пределах ассоциации Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960 было выделено 4 субассоциации и 5 вариантов. Проведено сравнение полученных таксонов с аналогичными, описанными для Западной Европы. Указывается на необходимость анализа экологических групп видов и динамических стадий развития сообществ, что позволяет выделять наиболее естественные таксоны.

Классификацию сообществ *Nymphoides peltata* устьевых областей Дуная, Днестра и Днепра проводили на основе флористических принципов школы Браун-Бланке, дающих, несмотря на некоторые недостатки, большие возможности для сравнительного анализа массивов фактического материала, а также позволяющих, по мнению R. H. Whittaker (1962), сообщать такое количество информации о связях видов, типах сообществ и условиях местообитания, которое вряд ли можно получить, используя другие методы.

Сообщества болотноцветника щитолистного принадлежат к группировкам, относительно редко встречающимся. Главная причина незначительного их распространения в странах Западной Европы и в европейской части СССР обусловлена спорадическим местонахождением доминантного вида *N. peltata*, являющегося редким и реликтовым для данной территории (Szafer, 1969; Hejný, Husák, 1978; Шеляг-Сосонко, Семеніхіна, 1984). *N. peltata* — евроазиатский вид, его ареал, занимающий пояс Азии, Китай, Японию, Среднюю и Южную Европу, свидетельствует о теплолюбивости вида, что отмечают некоторые авторы (Müller-Stoll, Krausch, 1959; Oťahel'ová, 1980). Местонахождения и конкретные описания ценозов этого вида даются в фитоценологических работах исследователей из Голландии, ФРГ, Венгрии, Румынии, Польши, но наибольшее число работ известно из Румынии (Krausch, 1965; Pop, 1968; Nedelcu, 1969; Sanda, Şerbănescu, 1969; Nedelcu et al., 1972).

Фитоценозы, эдификатором в которых является *N. peltata*, относятся разными авторами к различным синтаксонам. Известно, что еще в 1922 г. Allorge описал ассоциацию Lymnanthemum peltatum et Potamogeton pectinatus,[1] E. Oberdorfer (1957) объединил ценозы с доминированием *Trapa natans* и *N. peltata* в ассоциацию Trapo—Nymphoidetum, хотя в последующей сводке (Oberdorfer, 1977) выделил их в разные ассоциации. T. Müller, E. Görs (1960) при ревизии выделили ассоциацию Nymphoidetum peltatae. Некоторые авторы (Timár, 1954; Slavnić, 1956) не признавали за ценозами ранга ассоциации и относили их к другим ассоциациям или выделяли как фазы других ассоциаций (Hilld, Rehnelt, 1965; Philippy, 1969). В последних фитоценологических сводках (Soó, 1973; Tomaszewicz, 1979; Oťahel'ová, 1980; Pott, 1980) принят объем этой ассоциации как Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960; такой трактовки придерживаемся и мы.

---

[1] Цитируется по H. Oťahel'ová (1980 : 93).

Для рассматриваемой ассоциации в устьевых областях Дуная, Днестра и Днепра было выделено 4 субассоциации, представляющие собой последовательные динамические стадии развития и отличающиеся друг от друга как флористически, так и по приуроченности к различным экотопам. Выделение динамических фаз для водных растительных ассоциаций встречается также в работах польских авторов (Polakowski, Dziedzic, 1972; Podbielkowski, Tomaszewicz, 1974). Характерными видами ассоциации являются *N. peltata* и роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum*. Последний вид в качестве характерного приводится и в работе H. Oťahel'ová (1980), хотя другие авторы (Nedelcu et al., 1972) вторым характерным видом приводят рдест гребенчатый *Potamogeton pectinatus*.

Первой в экологическом ряду выступает инициальная субассоциация (см. таблицу, 1—13), являющаяся пионерной стадией зарастания свеженамытых аллювиальных кос и центрального плеса водоема, где такие виды растений с плавающими листьями, как *Nuphar lutea* и *Nymphaea alba*, еще не могут закрепиться. Для этого же экологического уровня характерны заросли *Trapa natans*, который благодаря якореобразной форме своих плодов способен поселяться на участках открытых мелководий с илистым грунтом и интенсивной седиментацией наносов. Ценозы инициальной субассоциации встречаются в водоемах Килийской дельты Дуная и Днепровско-Бугской устьевой области, где занимают незначительные площади. Они характеризуются самыми большими для ассоциации глубинами (на Дунае — 0.9—1.4 м, на Днепре — 1.0—2.2 м), обеднены во флористическом отношении (в их сложении принимает участие очень ограниченное число видов, относящихся к пор. Potametalia.[2] Характерной особенностью этой субассоциации является почти полное отсутствие видов из союзов Lemnion, Hydrocharition. Иногда травостой дифференцирован на 2 яруса: первый образован одним видом (*Nymphoides peltata*), второй, подводный, ярус сложен ограниченным числом видов погруженных растений. Данная субассоциация знаменует ранние стадии сингенетического зарастания свеженамытых аллювиальных кос.

В целом ценозы инициальной субассоциации не характерны для водоемов Западной Европы. Некоторый аналог этой субассоциации мы находим в работе R. Pott (1980), который описывает такие ценозы, как фрагментарные, флористически обедненные образования, сложенные в основном *N. peltata*.

Две следующие субассоциации — Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis и Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae (с дифференциальными видами *Trapa natans* в первом случае и *Nymphaea alba*, *Nuphar lutae* — во втором) являются викарирующими. Так, первая встречается только в Килийской дельте Дуная, а вторая наиболее выражена в Днепровско-Бугской устьевой области. В связи с резким сокращением ареала и уменьшением обилия ореха водяного в Днепровско-Бугской устьевой области в этом районе в настоящее время не наблюдается ценозов *Nymphoides peltata* с содоминированием *Trapa natans*, которые отмечал К. К. Зеров (1971) и которые в Килийской дельте Дуная являются обычными и сейчас. Таким образом, указанное выше явление замещения одной субассоциации на другую в рассматриваемых регионах возникло в настоящее время в результате антропогенного воздействия на Днепровско-Бугскую устьевую область (систематическое выкашивание водной растительности, ухудшение водообмена, заметное осолонение устьевой области в связи с безвозвратным водопотреблением).

Ценозы этих двух субассоциаций приурочены к защищенным местообитаниям с ограниченным водообменом и черными плотными илами автохтонного

---

[2] Мы, вслед за В. Д. Александровой (1969), считаем, что наиболее ценным дополнением к методу Браун-Бланке является развитое Элленбергом применение в целях классификации экологических групп видов. К одной экологической группе принадлежат все виды, сходные по «экологической конституции» и по их отношению к важнейшим факторам среды.

происхождения (вершины заливов, бухты, плесы в окружении воздушно-водной растительности), приближаясь по своей экологии и флористическому составу к ценозам, описанным из стран Западной Европы (Sanda, Popescu, 1973; Sanda et al., 1973; Oberdorfer, 1977; Oťahel'ová, 1980; Pott, 1980).

Ценозы субассоциации Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis обычно имеют хорошо выраженное двухъярусное строение с самыми высокими для ассоциации показателями общего проективного покрытия (80—100 %); глубинный интервал находится в пределах 0.4—1.4 м (см. таблицу, 14—28). Наибольшего развития достигает ярус растительности с плавающими листьями, где содоминантом *N. peltata* выступает *Trapa natans*. Это сочетание, видимо, дало основание E. Oberdorfer (1957) ценозы аналогичного состава объединить в ассоциацию Trapo—Nymphoidetum. Ярус погруженной растительности часто достигает 40—90 % проективного покрытия за счет *Batrachium circinatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*; таким образом, вся толща воды бывает насыщена растительной массой.

В состав субассоциации Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae (см. таблицу, 29—53) входят ценозы, в которых содоминантами *N. peltata* являются *Nymphaea alba* и *Nuphar lutea*; их Oberdorfer (1977) также выделяет в ранг субассоциации. Однако G. Philippy (1969) понимает их как термофильную расу ассоциации Myriophyllo—Nupharetosum Koch 1926, а H. Krausch (1965) — как термофильную расу ассоциации Spirodelo—Salvinietum Slavnić 1956. Наибольшего выражения эта субассоциация достигает в Днепровско-Бугской устьевой области, в Килийской дельте Дуная известно только 4 ее местонахождения. На Днепро-Буге ценозы приурочены к глубинам 1.0—1.7 м, на Дунае — 0.8—1.4 м. Обычно субассоциация имеет двухъярусное строение, где первый ярус растительности с плавающими листьями образован *N. peltata* с субдоминантами *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*. В ярус погруженной растительности входят *Myriophyllum spicatum*, *Najas marina*, *Vallisneria spiralis*. Ценозы занимают подводные аллювиальные стрелки крупных рукавов передовой части авандельты, по которым проходит основной речной водный сток.

В составе обеих этих субассоциаций нами выделен вариант Sparganium (см. таблицу, 20—38), в ценозах которого наряду с указанными ярусами наблюдается и ярус воздушно-водной растительности, выраженный, однако, слабо и представленный отдельными экземплярами или куртинами *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris*, *S. triqueter*. Ценозы этого локального варианта наиболее флористически насыщены и приурочены к изолированным вершинам заливов (на Дунае) или занимают участки рукавов непосредственно перед выходом в лиман (на Днепро-Буге). Среди рассмотренных таксонов они эдифицируют наибольшую степень заболоченности местообитания. Нужно отметить, что *Sparganium erectum* является общим дифференциальным видом варианта Sparganium для обеих субассоциаций, в то время как *S. lacustris* характерен только для Днепровско-Бугской устьевой области, а *Scirpus triqueter* — для Килийской дельты Дуная. Эти 2 вида, таким образом, являются регионально-дифференциальными, так же как и *Utricularia vulgaris*, который не встречается в составе ассоциации Nymphoidetum peltatae в других устьевых областях, кроме Килийской дельты Дуная.

Обе эти субассоциации в недавнем прошлом были широко распространены в пойменных водоемах, затухающих рукавах и старицах Днепра. В работах Зерова (1958, 1971) приводятся сведения о широком распространении *N. peltata* в заливах переднего края дельты, вдоль левого берега лимана, вдоль берегов реки на участке Каховка—Херсон, в пойменных озерах, где этот вид образовывал как чистые заросли, так и входил в состав второго яруса в ценозах *Typha angustifolia*. Через 5 лет после сооружения Каховской ГЭС (1955—1959 гг.) Зеров (1971) отметил сокращение площадей зарослей таких видов, как *Trapa natans*, *Nymphoides peltata*, *Butomus umbellatus*. В настоящее время в связи

с зарегулированием Днепра и усиливающимся прессом антропогенного воздействия ценозы *N. peltata* сохранились лишь на устьевых участках наиболее крупных рукавов Днепра, где наблюдаются резкие падения скорости течения и происходит седиментация тонкодисперсной взвеси.

По литературным данным (Дубина, Мороз, 1977; Семеніхіна, 1979, 1982; Шеляг-Сосонко, Семеніхіна, 1984), для бассейна Днепра мы выделили также северный вариант субассоциации Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae, дифференциальными видами в котором являются *Potamogeton lucens*, *Sparganium emersum*, *Nymphaea candida* (см. таблицу, 49—53). Ценозы приурочены к р. Десне (пойменные озера, заливы русла), к экотопам с незначительным течением, песчаными и илисто-песчаными грунтами, глубиной 0.5—1.1 м.

И завершает экологический ряд ассоциации земноводная субассоциация, которая занимает обычно побережья пресноводных водоемов Килийской дельты Дуная и мелководные участки на Днестре; ценозы этой субассоциации описываются также в работе Зерова (1961). Вследствие отсутствия больших площадей побережий с переменным уровенным режимом в Днепровско-Бугской устьевой области земноводная субассоциация не выражена. При резких колебаниях уровня воды, что характерно в настоящее время для Дуная и Днестра, на длительное время обнажаются большие площади мелководий, и часто ценозы *N. peltata* оказываются на глубинах 0—0.2 м среди таких прибрежно-водных видов, как *B. umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica* на одном экологическом уровне с ценозами *Acorus calamus* L., *Glyceria maxima*, *Juncellus serotinus* (Rottb.) Clarke. Сохранению *N. peltata* в таких условиях способствуют мощные влажные богатые илы, которые широко распространены на Дунае и Днестре, но не встречаются на Днепро-Буге (в этом мы видим еще одно объяснение отсутствия ценозов данной субассоциации в Днепровско-Бугской устьевой области). Находясь на границе своего экологического оптимума, *N. peltata* не образует здесь сплошных зарослей, как правило, он распространен отдельными пятнами среди экземпляров прибрежно-водной растительности. Общее проективное покрытие незначительно (20—50 %), растительный покров разрежен. В этих условиях переменного уровня воды и возможного пересыхания *N. peltata* может образовывать наземные формы, о чем упоминается в работах К. В. Доброхотовой (1940), К. К. Зерова (1961), К. А. Кокина (1982), V. Sanda, A. Popescu (1973) и др.

В работах западноевропейских авторов есть аналоги выделенной нами земноводной субассоциации, ценозы которых приурочены к водоемам с сильным колебанием уровня воды. Однако дифференциальным видом для выделяемых ими синтаксонов является *Polygonum amphibium*, который в наших описаниях встречается только один раз. Разные авторы ценозы *N. peltata* с *P. amphibium* относят к различным синтаксонам. Так, B. Donselaar (1961) [3] выделял их в отдельную ассоциацию Polygono—Nymphoidetum, Oberdorfer (1977) — в субассоциацию Nymphoidetum peltatae polygonetosum, Philippy (1969) — в вариант Polygonum ассоциации Myriophyllo—Nupharetum nymphoidetosum peltatae.

Таким образом, флористические подходы, используемые при классификации растительности, дали возможность сведения большого числа доминантных ассоциаций (19), которые можно было бы выделить на основе данного фактического материала в одну ассоциацию, включающую 9 синтаксонов более низкого ранга, где субассоциации представляют собой последовательные динамические стадии развития ассоциации, а варианты отражают эколого-региональные особенности.

---

[3] Цитируется по R. Pott (1980 : 61).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Доброхотова К. В.* Ассоциации высшей водной растительности как фактор роста дельты Волги. — Тр. Астрахан. гос. заповедника, 1940, вып. 3, с. 13—84. — *Дубина Д. В., Мороз С. А.* Плавун щитолистий (*Nymphoides peltata* (S. Gmel.) O. Kuntze) на Україні. — Укр. бот. журн., 1977, т. 37, № 4, с. 398—402. — *Зеров К. К.* Прибрежна та водна рослинність пониззя Дніпра. — В кн.: Пониззя Дніпра, його біологічні та гідрохімічні особливості. Киев: Изд-во АН УССР, 1958, с. 35—60. — *Зеров К. К.* Растительность Придунайских лиманов. — В кн.: Дунай и Придунайские водоемы в пределах СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1961, с. 210—217. — *Зеров К. К.* Рослинність Дніпро-Бузького лиману і можливий вплив на неі забирання дніпровськоі води. — В кн.: Дніпро-Бузький лиман. Вплив гидробудівництва на гідрохімію, біологію водяних організмів та іх чисельність. Киев: Наук. думка, 1971, с. 14—31. — *Кокин К. А.* Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 160 с. — *Семеніхіна И. А.* Нові місцезнаходження рідкістних видів у заплавних водоймах річки Десни. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 3, с. 214—218. — *Семеніхіна И. А.* Водяна рослинність річки Десни та водойм ii заплави в межах УРСР. — Укр. бот. журн., 1982, т. 39, № 2, с. 80—92. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Семеніхіна И. А.* Рослинність озер Вадень і Трубин (заплава Десни). — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 3, с. 28—33. — *Hejný S., Husàk S.* Higher plant communities. — In: Pond littoral ecosystems. Berlin etc.: Springer, 1978, p. 23—64. — *Hild J., Rehnelt K.* Hydrobiologische Untersuchungen an niederrheinischen Gewässern. — Hydrobiologica, Den Haag, 1965, vol. 25, N 1, p. 3—4. — *Krausch H. D.* Vegetationskundliche Beobachtungen in Donaudelta. — Limnologica, 1965, Bd 3, Hf 3, S. 271—313. — *Müller T., Görs S.* Pflanzengesellschaften stehender Gewässer in Baden-Würtemberg. — Beitr. Nat. Forsch. Südwestdeutschl., 1960, N 19, S. 60—100. — *Müller-Stoll W. R., Krausch H. D.* Verbreitungskarten brandenburgischer Leitpflanzen. — Wis. Z. Pädagog. Hochschule Potsdam, Math.-Nat. Reihe, 1959, N 4, S. 105—150. — *Nedelcu G. A.* Flora și vegetația acvatică și palustră a cîtorva lacuri din Cîmpia Română cu unele considerații morfologice. București: Ed. Acad. R. S. R., 1969. 232 p. — *Nedelcu G. A., Popescu A., Sanda V.* Cercetări asupra sociologiei macrofitelor din imprejurimile Bucureștiului. — Hidrobiologia, 1972, t. 13, p. 189—198. — *Oberdorfer E.* Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — Pflanzensoziologie, Jena, 1957, N 10. 564 p. — *Oberdorfer E.* Süddeutsche Pflanzengesellschaften I. — Pflanzensoziologie, Jena, 1977, N 10. 311 p. — *Oťahel'ová H.* Makrofytné spoločenstvá otvorených vôd Podunajskej roviny (Trieda Lemnetea, Potamogetonetea). — Biol. Pl., 1980, vol. 26, N 3. 175 p. — *Philippy G.* Laichkraut und Wasserlinsengesellschaften des Oberrheingebietes zwischen Strassburg und Mannheim. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden Würtemberg, 1969, Bd 37, S. 102—172. — *Podbielkowski Z., Tomaszewicz H.* Syntaxonomic position of Hydrocharitetum morsus-ranae van Langendonck 1935. — Acta Soc. Bot. Poloniae, 1974, vol. 43, N 3, p. 377—381. — *Polakowski B., Dziedzic J.* Zespół Hydrocharitetum morsus-ranae van Langendonck 1935 w połnocnowschodniej Polsce. — Fragm. Florist. Geobot., 1972, vol. 18, pars 3—4, p. 353—358. — *Pop. I.* Flora și vegetația Cimpiei Crisurilor. București: Ed. Acad. R. S. R., 1968. 228 p. — *Pott R.* Die Wasser- und Simpfvegetation eutropher. — Abhand. Landesmuseum, 1980, Bd 42, Hf 2. 280 S. — *Sanda V., Popescu A.* Cercětari privind flora si vegetatia din Delta Dunări. — Stud. Cercet. Ser. Bot., 1973, t. 25, N 5, p. 309—424. — *Sanda V., Șerbănescu G.* Citeve unități fitosociologice hidrofile și hidrofile semnalate intre grindurile Crișan și Caraorman (Delta Dunării). — Hidrobiologia, 1969, t. 10, p. 97—107. — *Sanda V., Serbănescu G., Peicea I.* Cerčetari asupra vegetației acvatice din Delta Dunării. — Hidrobiologia, 1973, t. 14, p. 143—154. — *Slavnić Ž.* Vodena a barska vegetacija Vojvodine. — Zbornik Matice Srpske, Nowi Sad, 1956, N 10, p. 5—72. — *Soò R.* A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. Budapest: Akad. kiadó, 1973. 724 p. — *Szafer W.* Szata roslinna Polski. T. 2. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1969. 333 s. — *Timár L.* A Tisze hullámterének növényzete Szolnok és Szeged között. I. (Die Vegetation des Theiss-Wellenraumes zwischen Szolnok und Szeged. I. Wasservegetation.). — Bot. Közlemények, 1954, vol. 44, p. 85—98. — *Tomaszewicz H.* Roslinnosc wodna iszuwarowa Polski. — Rozpr. Uniwers. Warszaw., 1979, vol. 160, p. 129—131. — *Whittaker R. H.* Classification of natural communities. — Bot. Rev., 1962, vol. 28, N 1, p. 17—25.

Институт гидробиологии АН УССР,
Киев.

Получено 21 V 1987.

Ассоциация Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960

	Инициальная субассоциация													Субассоциация Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis															Субассоциация Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae																									Земноводная субассоциация					
														типичный вариант						вариант с *Sparganium erectum*									вариант с *Sparganium erectum*										типичный вариант										вариант с *Potamogeton lucens*										
	Ду 1	Ду 2	Ду 3	Ду 4	Ду 5	Ду 6	Ду 7	Дн 8	Дн 9	Дн 10	Дн 11	Дн 12	Ду 13	Ду 14	Ду 15	Ду 16	Ду 17	Ду 18	Ду 19	Ду 20	Ду 21	Ду 22	Ду 23	Ду 24	Ду 25	Ду 26	Ду 27	Ду 28	Ду 29	Ду 30	Ду 31	Ду 32	Дн 33	Дн 34	Дн 35	Дн 36	Дн 37	Дн 38	Дн 39	Дн 40	Дн 41	Дн 42	Дн 43	Дн 44	Дн 45	Дн 46	Дн 47	Дн 48	Де 49	Де 50	Де 51	Де 52	Де 53	Ду 54	Ду 55	Ду 56	Ду 57	Ду 58	Дс 59
Характерные виды ассоциации:																																																											
Nymphoides peltata (S. G. Gmel.) O. Kuntze	3	3	3	2	5	5	4	5	5	5	5	5	3	5	4	4	4	4	5	4	5	4	4	5	5	3	5	4	5	3	4	4	5	3	5	3	5	4	5	3	3	5	5	5	5	5	4	3	4	4	4	4	4	3	4	5	3	3	5
Ceratophyllum demersum L.	.	.	+	.	.	2	.	.	+	1	+	.	+	.	.	+	2	.	1	1	+	.	.	1	2	2	.	1	+	1	.	5	.	.	1	2	2	.	1	1	1	1	1	.	+	2	.	.	1	+	+	1	.	.	.	.	.	.	.
Дифференциальные виды субассоциации с *Trapa natans*:																																																										
T. natans L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	3	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Дифференциальные виды субассоциации с *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*:																																																										
N. lutea (L.) Smith	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	2	.	.	.	.	2	2	.	3	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.
N. alba L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	.	.	.	.	.	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Дифференциальные виды варианта с *Sparganium erectum*:																																																										
S. erectum L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	1	1	.	1	1	1	1	1	1	.	+	3	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Scirpus triqueter L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	+	1	1	+	1	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
S. lacustris L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	2	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
Дифференциальные виды варианта с *Potamogeton lucens*:																																																										
P. lucens L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	+	1	+	.	.	.	.	.	.
Nymphaea candida J. et C. Presl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sparganium emersum Rehm.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Дифференциальные виды земноводной субассоциации:																																																										
Sagittaria sagittifolia L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	+	.	.	.	.	.
Butomus umbellatus L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	2	+	+
Alisma plantago-aquatica L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Polygonum amphibium L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
Характерные виды Lemnion, Hydrocharition:																																																										
Lemna minor L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	1	+	2
L. trisulca L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	1	1	.	.	+	.	.	.	.	.	2
Salvinia natans (L.) All.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	2	1	3	+	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Stratiotes aloides L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
Utricularia vulgaris L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	2	.	.	.	+	.	+	1	1	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Характерные виды Potametalia, Potametea:																																																										
Potamogeton perfoliatus L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	.	.	+	.	.	.
Myriophyllum spicatum L.	2	1	.	+	+	1	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	1	1	1	1	.	2	.	2	.	.	+	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
M. verticillatum L.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	1	1	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Batrachium circinatum (Sibth.) Spach	3	2	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	4	.	.	.	.	3	.	.	.	5	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Najas marina L.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vallisneria spiralis L.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.
Elodea canadensis Michx.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.
Виды-спутники:																																																										
Typha angustifolia L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bolboschoenus maritimus (L.) Palla	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	2	.	.
Sium latifolium L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
Chara sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.

Примечание. Ду — Килийская дельта Дуная, Дн — Днепровско-Бугская устьевая область, Дс — устье Днестра, Де — Десны. Ниже указаны номера описаний.

УДК 581.55 : 582.341 : 581.526.33 (470.22) Бот. журн., т. 73, № 6

Т. К. Юрковская

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ СООБЩЕСТВ С ГОСПОДСТВОМ *SPHAGNUM FUSCUM* НА ААПА БОЛОТАХ КАРЕЛИИ

T. K. YURKOVSKAYA. ON THE CHARACTERISTICS OF SPHAGNUM COMMUNITIES ON AAPA MIRES OF KARELIA

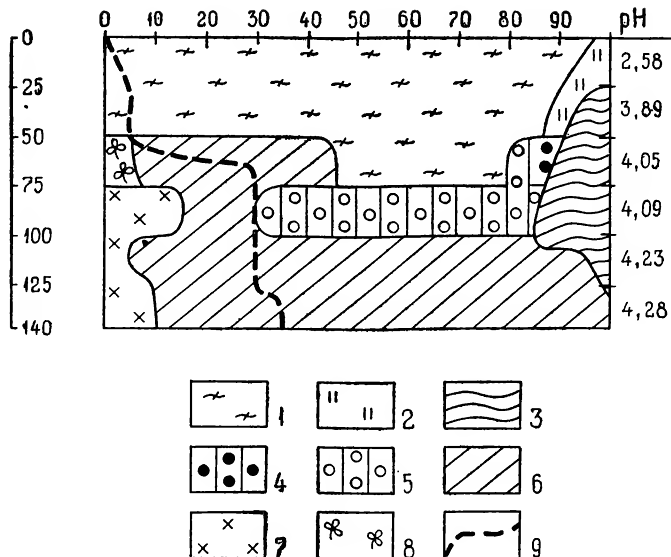
Выделено 5 ассоциаций. Разделительными видами являются *Calluna vulgaris* и *Chamaedaphne calyculata*. Выделяются совокупности сообществ с *Calluna*, *Chamaedaphne*, те, в которых встречается тот и другой вид и, наконец, в которых оба вида отсутствуют. Для каждой ассоциации специфичны значения константности целого ряда видов. Каждая ассоциация имеет свой географический ареал. Своеобразие фитоценозов Sphagneta fusci на аапа болотах связано со значительным участием минеротрофных видов. Предлагается различать 2 субформации Sphagneta fusci — омбротрофную и минеротрофную.

Сообщества формации Sphagneta fusci на аапа болотах занимают особое место. Они существенно обособлены от сообществ этой формации, распространенных на верховых болотах. Все фитоценозы этой формации в отличие от сообществ Sphagneta fusci верховых болот носят минеротрофный характер, в их видовом составе всегда имеется определенный процент (нередко значительный) мезотрофных и даже евтрофных видов (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *Molinia caerulea* Moench, *Equisetum fluviatile* L., *Menyanthes trifoliata* L. и др.). Наличие этих видов наряду с типичными олиготрофными спутниками *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinngr. составляет отличительную особенность аапа болот (табл. 1). Число видов в проанализированных сообществах колеблется от 13 до 27.

В связи со значительным участием минеротрофных видов в сообществах Sphagneta fusci на аапа болотах общее число видов в нем довольно большое (67), тогда как в олиготрофных сообществах этой формации общее число видов около 40. По числу видов как в отдельных сообществах, так и во всей совокупности Sphagneta fusci аапа болот ближе к Sphagneta papillosi. Значительно расхождение с основной частью формации Sphagneta fusci, свойственной верховым болотам, и по видовому составу, так как свыше 30 видов вообще не встречаются в сообществах Sphagneta fusci на верховых болотах. Вероятно, следует различать 2 субформации (или 2 класса ассоциаций) в этой формации — минеротрофную и омбротрофную.

Однако, несмотря на столь значительные расхождения по видовому составу, все сообщества Sphagneta fusci олиготрофны. На аапа болотах *Sphagnum fuscum* растет в условиях кислой среды, при pH в KCl около 3 (от 2.5 до 3), что соответствует условиям среды этого вида на верховых болотах (Максимов, 1980). Но слой олиготрофного торфа очень невелик, и, очевидно, минеротрофные виды укореняются в нижележащем слое торфа с менее кислой и обеспеченной минеральными элементами питания и влагой средой (см. рисунок). Это подтверждается исследованиями Н. Г. Солоневич (1956), которая показала, что корни кустарничков сосредоточены у поверхности в слое от 5 до 20 см, в то время как корневые системы гигрофитов (осок, вахты, тростника, хвоща и др.) распространяются на глубину 20 см и более. Исследования А. И. Максимова (1982), Г. А. Елиной с соавторами (1984) установили тесную связь между содержанием минеральных элементов в живых мхах и горизонтом 5—10 см. Ими также установлено, что на низких кочках со *S. fuscum* происходит увеличение зольных элементов в горизонте 10—20 см за счет влияния богатых минеральными веществами грунтовых вод, но оно не вызывает обогащения горизонта 5—10 см и соответственно не увеличивает содержания CaO и MgO в живых мхах, однако несомненно обеспечивает питанием травы, корни которых достаточно глубоки.

По распространенности и занимаемой площади фитоценозы формации



Ботанический состав торфяной залежи под грядой со *Sphagnum fuscum* на аапа болоте северокарельского варианта (Калевальский р-н, КАССР).

1 — *Sphagnum fuscum*, *2* — *Dicranum* sp., *3* — пушица, *4* — сосна, *5* — береза, *6* — осоки, *7* — хвощ, *8* — вахта, *9* — степень разложения (%). Слева — глубина торфяных отложений, см; справа — величины pH (в KCl) горизонтов торфяной залежи.

Sphagneta fusci значительно уступают сообществам двух главных сфагновых формаций карельских аапа болот — Sphagneta papillosi и Sphagneta warnstorfii. Они образуют гряды в грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексах на аапа болотах северокарельского варианта (Юрковская, 1964, 1971), крупные кочки в кочковато-мочажинном комплексе и небольшие кочки на грядах из *Sphagnum papillosum* Lindb. и *S. warnstorfii* Russ., а также ровные повышенные пространства на окраинах. Средняя высота кочек и гряд составляет 30—40 см (с колебаниями от 25 до 45 см), уровень грунтовых вод под разными сообществами держится в пределах от —20 до —40 см.

Все ассоциации формации Sphagneta fusci относятся к одной группе — кустарничково-травяно-сфагновой. Наивысшее постоянство (V класс) отмечено у *Pinus sylvestris* L., *Andromeda polifolia* L., *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* s. l., *Oxycoccus palustris* Pers., *Drosera rotundifolia* и *Menyanthes trifoliata*. Но разделительными видами в этой формации выступают 2 вида III класса константности — *Calluna vulgaris* (L.) Hull и *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. Выделяются совокупности сообществ с *Calluna*, *Chamaedaphne*, те, в которых встречается тот и другой вид и, наконец, в которых оба вида отсутствуют. Это деление очень существенно для болот травяно-сфагново-гипнового класса (аапа), так как фитоценозы с *Calluna vulgaris* свойственны только болотам этого класса в Карелии и западнее ее (Финляндия, Швеция, Норвегия; Sjörs, 1948, 1965; Ruuhijärvi, 1960; Dierssen, 1982; Moen, 1985), фитоценозы с *Calluna* вместе с *Chamaedaphne* — в Карелии и Финляндии, а фитоценозы с *Chamaedaphne calyculata* и другими кустарничками (*Betula nana*, *Empetrum nigrum* s. l., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L.), но без вереска встречаются на аапа болотах по всей европейской части СССР. К кустарничкам добавляются еще и травы — *Molinia caerulea*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. И опять-таки кустарничково-травяно-сфагновые фитоценозы Sphagneta fusci с *Molinia caerulea* свойственны только аапа болотам карельского типа и восточнее не продвигаются. Проблема выделения ассоциа-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сообществ Sphagneta fusci на аапа болотах карельского типа

Вид	Номер описания																																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1. *Betula pubescens*	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
2. *Picea fennica*	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—
3. *Pinus sylvestris*	1	+	2	2	1	1	1	1	2	2	2	+	+	2	+	+	+	3	3	1	2	2	2	2	+	+	+	2	1	2	+	2	—	—	1	2
4. *Frangula alnus*	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. *Juniperus communis*	2	1	3	3	3	4	1	2	2	1	1	1	2	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. *Andromeda polifolia*	2	2	1	—	1	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1	2	2	2	3	2	—	1	2	2	2	2	1	2	2	3	1	—	4	2	2	2
7. *Betula nana*	3	3	4	3	3	2	2	2	1	1	1	—	2	2	1	1	2	3	4	4	4	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	—	4	3	2	2
8. *Calluna vulgaris*	2	3	2	2	2	2	4	5	3	3	3	1	3	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9. *Chamaedaphne calyculata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2	2	1	4	4	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	—	—	—	—
10. *Empetrum nigrum* s.l.	—	—	3	4	2	3	2	5	2	2	2	1	3	1	1	2	2	4	3	—	4	2	1	2	3	—	1	3	3	1	1	3	3	3	2	2
11. *Ledum palustre*	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	3	1	4	1	3	2	1	1	—	—	2	2	1	1	1	—	—	—	1
12. *Oxycoccus microcarpus*	—	2	2	3	2	2	3	3	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	—	3	1	2	3	1	—	—	—	1	1	—	—	—	2	—	1
13. *O. palustris*	1	1	2	—	1	—	1	—	2	—	1	1	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1	2	—	1	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2
14. *Vaccinium uliginosum*	1	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	—	—	1	—	1	—	3	—	—	—	1	2	1	—	—	—	2	2	2	—	2	—	—	—	—
15. *Molinia caerulea*	1	4	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1	—	—	1	1	1	2	—	—	—	2	—	—	—	3	3	—	—	—	—	—	—	2	2	—
16. *Phragmites australis*	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17. *Baeothryon alpinum*	1	1	—	1	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	2	—	—	1	—	1	—	1	—	1	—
18. *B. caespitosum*	3	—	—	1	—	1	1	—	2	—	—	—	2	3	2	—	—	1	1	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
19. *Carex dioica*	2	1	1	2	1	2	2	—	1	—	—	—	1	1	2	2	—	3	2	4	3	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3	3	1	—
20. *C. lasiocarpa*	—	2	1	3	2	1	2	3	2	1	2	2	2	1	—	2	3	1	2	—	1	1	—	—	2	3	3	1	1	1	—	—	2	1	2	—
21. *C. pauciflora*	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2	1	—	—	1	—	3	—	2	2	2	2	1	3	3	2	1	—	2	—	1	—	—	2	—	—	2
22. *C. rostrata*	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	1	—	1	—	—	—	+	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. *Eriophorum polystachyon*	1	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	1	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
24. *E. vaginatum*	3	1	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	2	3	—	—	—	—	3	—	1	1	2	—	—	—	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Номер описания																																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
25. *Comarum palustre*	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
26. *Drosera rotundifolia*	1	2	2	3	2	2	3	—	1	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	4	2	2	2	1	2	1	1	1	1	3	1	1	3	3	2	1
27. *Equisetum fluviatile*	—	1	1	1	—	—	1	2	—	—	—	—	1	—	—	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	1	—
28. *Menyanthes trifoliata*	—	1	—	2	—	—	3	2	—	—	1	—	2	1	1	2	1	3	3	3	3	1	1	2	3	1	1	1	1	1	2	1	3	3	2	1
29. *Rubus chamaemorus*	1	—	2	—	—	2	—	—	2	2	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	3	—	—	—	—	3	3	—	2	—	—	—	3
30. *Scheuchzeria palustris*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31. *Solidago virgaurea*	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32. *Aulacomnium palustre*	—	—	+	—	—	10	—	5	+	—	—	—	—	+	+	+	+	5	—	+	+	+	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
33. *Dicranum bergeri*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	15	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
34. *Pleurozium schreberi*	5	—	—	—	5	—	—	5	+	—	—	—	5	—	—	—	—	5	—	—	—	+	—	—	—	—	—	15	5	—	—	—	—	—	—	—
35. *Polytrichum alpestre*	+	—	10	10	10	15	10	—	5	5	5	—	5	+	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	10
36. *Sphagnum angustifolium*	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	+	—	+	20	—	10	—	—	10	—	+	—	—	+	5	35	—	—	—	10	20	—	—	—	—
37. *S. fuscum*	95	90	85	60	70	65	65	80	75	90	80	100	80	90	60	70	60	65	90	85	90	60	70	80	70	60	40	60	60	100	85	80	95	90	80	80
38. *S. magellanicum*	—	—	5	—	5	—	5	—	10	—	—	—	10	—	—	—	—	10	—	—	—	30	20	—	5	5	25	10	30	+	5	—	—	5	—	+
39. *S. nemoreum*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	20	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40. *S. papillosum*	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
41. *S. russowii*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	10	—	—	—	+	—	—	—	—	—	10	+
42. *Mylia anomala*	+	—	+	10	5	—	15	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	10	10	—	5	+	+	5	+	—	—	5	+	—	+	+	+	+	+	+
43. *Cladina arbuscula*	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	5	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44. *C. rangiferina*	+	—	—	5	—	—	2	10	—	+	10	—	—	—	—	—	+	5	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Число видов	26	21	23	22	21	25	23	17	22	22	21	13	22	26	23	25	25	27	20	16	16	31	17	16	22	24	15	20	25	21	19	13	15	16	17	18

П р и м е ч а н и е. Виды, встречающиеся с постоянством менее 10 %: 45. *Vaccinium myrtillus* 28, 1; 30, +; 46. *V. vitis-idaea* 29, 1; 47. *Festuca rubra* 6,1; 48. *Carex cordorrhiza* 25, +; 49. *C. echinata* 1, 1; 50. *C. globularis* 11, 1; 51. *C. limosa* 14, +; 52. *C. livida* 26, 1; 33, 1; 53. *Dactylorhyza traunsteineri* 4, 1; 54. *Melampyrum pratense* 22, 1; 55. *Orchis latifolium* 17, 1; 56. *Orchis sp.* 1, 1; 57. *Potentilla erecta* 10, 1; 58. *Tofieldia pusilla* 6, 1; 59. *Trientalis europaea* 2, 1; 5, 1; 60. *Tomenthypnum nitens* 6, 10; 61. *Sphagnum balticum* 5, 5; 26, +; 28, 5; 62. *S. centrale* 26, 5; 31, +; 63. *S. fallax* 23, 10 %; 64. *S. subfulvum* 4, 5; 65. *S. warnstorfii* 26, 20; 66. *Cladina stellaris* 1, +; 16, +; 67. *Icmadophylla ericetorum* 7, 3.

Ассоциации разделены вертикальными линиями, названия их даны в тексте. Для сосудистых растений указано обилие в баллах 6-балльной шкалы, а для мхов и лишайников — покрытие в процентах. Знаками «+» и «—» отмечено присутствие или отсутствие вида. Для видов № 45—67 после названия следует номер описания, а затем обилие или покрытие. Выделены содоминанты и дифференцирующие высококонстантные минеротрофные виды.

ТАБЛИЦА 2

Значения классов константности видов в ассоциациях формации карельских аапа болот

Вид	Номера ассоциаций 1	2	3	4	5	К
Frangula alnus	III	0	I	I	0	I
Solidago virgaurea	III	0	I	0	0	I
Trientalis europaea	II	0	0	0	0	I
Calluna vulgaris	V	V	V	0	0	III
Chamaedaphne calyculata	0	0	V	V	0	III
Sphagnum nemoreum	0	III	I	0	0	I
Cladina arbuscula	0	IV	III	0	0	I
C. rangiferina	II	IV	I	0	I	II
Phragmites australis	I	I	III	I	0	I
Aulacomnium palustre	II	II	IV	II	I	III
Mylia anomala	IV	IV	II	IV	V	IV
Ledum palustre	I	I	II	V	I	III
Vaccinium uliginosum	II	II	II	IV	0	II
Scheuchzeria palustris	0	0	0	II	0	I
Polytrichum alpestre	V	IV	IV	I	III	III
Pinus sylvestris	V	V	V	V	III	V
Equisetum fluviatile	III	II	II	I	IV	II
Sphagnum russowii	0	II	I	I	III	II
Betula pubescens	II	0	I	II	0	I
Picea fennica	I	0	0	I	0	I
Juniperus communis	V	V	II	I	0	III
Andromeda polifolia	V	V	V	V	V	V
Betula nana	V	V	V	V	V	V
Empetrum nigrum s. l.	IV	V	V	V	V	V
Oxycoccus microcarpus	V	V	V	III	III	IV
O. palustris	IV	IV	V	V	V	V
Molinia caerulea	V	V	III	II	III	III
Baeothryon alpinum	III	I	0	II	III	II
B. cespitosum	III	II	III	II	III	II
Carex dioica	V	II	IV	II	III	III
C. lasiocarpa	V	V	IV	IV	IV	IV
C. pauciflora	I	II	II	IV	III	III
C. rostrata	I	0	I	II	0	I
Eriophorum polystachyon	III	0	II	I	0	II
E. vaginatum	III	I	I	III	I	II
Comarum palustre	II	0	I	I	0	I
Drosera rotundifolia	V	V	V	V	V	V
Menyanthes trifoliata	II	III	V	V	V	IV
Rubus chamaemorus	III	III	I	II	I	II
Dicranum affine	0	I	I	I	0	I
Pleurozium schreberi	II	II	I	II	0	II
Sphagnum angustifolium	0	II	III	III	0	II

Вид	Номера ассоциаций					К
	1	2	3	4	5	
S. fuscum	V	V	V	V	V	V
S. magellanicum	II	II	I	IV	III	III
S. papillosum	I	0	II	0	I	I
S. warnstorfii	0	0	0	II	I	I
Среднее число видов	23	20	24	14	17	

Примечание. К — значение константности для всей совокупности анализируемых сообществ.

ций в таких случаях довольно сложна и безусловно только на доминанты здесь опираться нельзя. Очевидно, что это как раз тот случай, когда не следует пренебрегать интуицией, которая, как пишет M. Guinochet (1973), имеет столь же существенное значение в работе фитоценологов, как и физиков. Но при этом Guinochet, последователь школы Braun-Blanquet, полностью отвергает русско-скандинавский доминантный принцип классификации растительности. Однако в последнее время и советские геоботаники подчеркивают значение интуиции в классификационных построениях (Василевич, 1983; Самбук, 1984). На основании приведенного списка мною выделены следующие ассоциации: Betula nana+Calluna vulgaris+Molinia caerulea—Sphagnum fuscum (табл. 1, № 1—6), Calluna vulgaris+Molinia caerulea—Sphagnum fuscum (№ 7—12), Calluna vulgaris+Chamaedaphne calyculata—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum (№ 13—17), Chamaedaphne calyculata—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum (№ 18—32), субассоциация с Molinia caerulea и субассоциация typicum, Betula nana—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum (№ 33—36).

Проведенное расчленение на ассоциации довольно хорошо подкрепляется значениями константности целого ряда видов кустарникового, травяно-кустарничкового и лишайниково-мохового ярусов, которое специфично для каждой ассоциации и выявляется при их сопоставлении между собой и со средним значением константности вида для всей совокупности (табл. 2). Все ассоциации различаются и по среднему числу видов: 23, 20, 24, 14, 17.

Ассоциация Betula nana+Calluna vulgaris+Molinia caerulea—Sphagnum fuscum имеет довольно хорошо развитый кустарниковый ярус, образованный *Juniperus communis* L., на некоторых грядах с участием крушины (табл. 1, № 1—6). В травяно-кустарничковом ярусе господствуют ерник и вереск, в ряде сообществ довольно много водяники; молиния отличается не только постоянством (100 %), но и значительным обилием. *Carex lasiocarpa* также имеет V класс константности, но все же присутствует не во всех сообществах, и обилие ее в разных сообществах этой ассоциации сильно колеблется. Помимо доминирующих и содоминирующих видов, эта ассоциация (табл. 2, № 1) в сравнении с другими характеризуется наиболее высокой константностью *Frangula alnus* Mill. (III), *Eriophorum polystachyon* L. (III), *Carex dioica* L. (V), *Solidago virgaurea* L. (III), а в моховом покрове *Polytrichum alpestre* Hoppe (V). Наименьшая константность отмечена у вахты (II), тогда как среднее ее значение для всей совокупности V, и у *Carex pauciflora* Lightf. (I), тогда как среднее равно III.

В ассоциации Calluna vulgaris+Molinia caerulea—Sphagnum fuscum, как и в первой, постоянен можжевельник, но менее обилен и яруса не образует, отсутствует крушина (табл. 1, № 7—12). Значительно ниже константность ряда видов (*Carex dioica*, *Baeothryon alpinum* (L.) Egor.) или они полностью отсут-

ствуют, например *Eriophorum polystachyon*, *Comarum palustre* L., *Solidago virgaurea*, тогда как в первой ассоциации их постоянство было выше среднего (табл. 2, № 2). От всех ассоциаций данная отличается показателями константности видов лишайниково-мохового покрова. Наиболее высокие значения имеют *Sphagnum nemoreum* Scop. (III), он встретился еще лишь в одном сообществе следующей ассоциации, № 3 (табл. 2), *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culub. и *C. rangiferina* (L.) Harm. (IV), тогда как среднее значение их постоянства соответственно составляет I и II.

Только в немногих сообществах третьей ассоциации Calluna vulgaris+Chamaedaphne calyculata—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum встречается можжевельник, еще реже крушина (табл. 1, № 13—17). Лишь в этой ассоциации кассандра и вереск имеют константность 100 %, тогда как в первых двух кассандры нет вообще, в четвертой отсутствует вереск, а в пятой нет ни того, ни другого вида (табл. 2, № 3). Начиная с этой ассоциации, снижается роль молинии, а константность вахты достигает 100 %. В этой ассоциации наиболее высокое постоянство обнаруживает тростник (III), часто встречается *Carex dioica* (IV), а в моховом покрове *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. встречается в 2—4 раза чаще, чем в других ассоциациях, *Mylia anomala* (Hook.) Gray, напротив, имеет наименьшее среди всех значение константности, как и *Sphagnum magellanicum* Brid.

В ассоциации Chamaedaphne calyculata—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum (табл. 1, № 18—32) кустарники редки, а среди кустарничков по сравнению с другими максимальные значения константности у багульника (V) и голубики (IV). Среди минеротрофных видов самые низкие значения константности у молинии и хвоща, а самое высокое у *Carex pauciflora* (табл. 2, № 4). В моховом покрове часто встречается *Sphagnum magellanicum* (IV) и нередко в значительном обилии (20—30 %), зато *Polytrichum alpestre* наиболее редок.

Ассоциация Betula nana—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum характеризуется незначительной ролью сосны, отсутствием кустарников, тростника, но зато наиболее частым присутствием хвоща (IV), в моховом покрове наивысшая константность у *Sphagnum russowii* Warnst. (табл. 2, № 5).

Проанализированные сообщества с господством *Sphagnum fuscum* возникли на месте травяно-сфагновых и кустарничково-травяно-сфагновых ассоциаций с доминированием *Sphagnum papillosum*, реже *Sphagnum warnstorfii*. Но сукцессионные связи их между собой выявить сложно, так как торфяные остатки не дают возможности проследить процесс смены ассоциаций, бóльшая часть остатков травяных видов и даже мхов не сохраняется. Установленное разнообразие сообществ — не прямое следствие усложнения или упрощения их строения в ходе пóследовательной сукцессии, а результат влияния комплекса факторов: ареалогических, эффекта краевого влияния (наличие можжевельника, *Trientalis europaea* и т. п.), дополнительного водно-минерального питания и т. д. Можно лишь предположить, что ассоциация Betula nana—Menyanthes trifoliata—Sphagnum fuscum является наименее продвинутой из всех в сукцессионном ряду, т. е. ближе всего к исходным сообществам. В ней отмечаются наиболее низкие обилие и постоянство сосны, наиболее разреженный древесный ярус, наименьшая роль омбротрофных кустарничков, наиболее высокое постоянство хвоща. Только обилие *Sphagnum fuscum* и *Empetrum nigrum* отграничивает ее сообщества по флористическому составу от близких сообществ Sphagneta papillosi.

В заключение подчеркнем, что роль сообществ Sphagneta fusci в центре аапа болот, в грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексах усиливается к северу. В средней Карелии они встречаются лишь изредка на кочках, расположенных посреди низких гряд со *Sphagnum papillosum* или *S. warnstorfii*, а на севере и на таких же кочках и формируют покров довольно высоких гряд.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1604—1619. — *Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Максимов А. И.* Об экологии некоторых сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Болота европейского севера СССР. Петрозаводск, 1980, с. 135—155. — *Максимов А. И.* Фитоценотическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск, 1982, с. 187—195. — *Самбук С. Г.* Эвристико-статистическая классификация и полярная ординация выборки широкого фитоценотического диапазона. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 2, с. 180—188. — *Солоневич Н. Г.* Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. — В кн.: Растительность Крайнего Севера. Вып. 2. М.; Л.: 1956, с. 307—497. — *Юрковская Т. К.* Типы болот Лоухского района КАССР. — Учен. зап. Петрозавод. ун-та, 1964, т. 12, вып. 2, с. 34—71. — *Юрковская Т. К.* Схема болотного районирования северной Карелии. — В кн.: Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971, с. 177—193. — *Dierssen K.* Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore N-W Europas. Geneve: Conservatoire et Jardin botaniques, 1982. 382 S. — *Guinochet M.* Phytosoziologie. Paris, 1973. 227 p. — *Moen A.* Classification of mires for conservation purposes in Norway. — Aquilo. Ser. Bot., 1985, t. 21, p. 95—100. — *Ruuhijärvi R.* Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. — An. Bot. Soc. «Vanamo», 1960, Bd 31, Hf 1, S. 1—360. — *Sjörs H.* Myrvegetation i Bergslagen. — Acta Phytogeogr. Suec. Uppsala, 1948, vol. 21. 299 p. — *Sjörs H.* Regional ecology of mires sites and vegetation.—Acta Phytogeogr. Suec., 1965, vol. 50, p. 180—188.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1986.

УДК 581.524 : 575.4 Бот. журн., т. 73, № 6

В. Б. Голуб, Г. А. Лосев, В. Н. Пилипенко, Н. И. Сокольская

ОПЫТ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ТРЕХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ДЕЛЬТЫ р. ВОЛГИ

V. B. GOLUB, G. A. LOSEV, V. N. PILIPENKO, N. I. SOKOLSKAYA.

AN ATTEMPT OF DETERMINATION OF PRIMARY PRODUCTIVITY OF THE THREE COMMUNITIES OF THE RIVER VOLGA DELTA

В трех травянистых растительных сообществах дельты р. Волги (субассоциация Phalaroido—Scirpetum bolboschoenetosum V. Golub et Mirkin 1986, ассоциация Bolboschoeno—Glycyrrhizetum echinatae V. Golub et Mirkin 1986, ассоциация Alismato—Salicornietum V. Golub 1985) был проведен опыт по определению первичной продукции, которая подсчитывалась как сумма органического вещества, накапливающегося в надземной части травостоя, подземных органах, микроскопической взвеси фитопланктона во время весенне-летних половодий, в водорослевых скоплениях. Эта продукция в граммах абсолютно сухого вещества на 1 м^2 составила в первом сообществе 1426, во втором — 755, а третьем — 708; в килокалориях — соответственно 5548, 3095, 3274.

Одним из важнейших параметров, характеризующих экосистему, является продуктивность ее автотрофного блока. Однако из данных одной из последних сводок, обобщающей результаты оценок полной первичной продукции экосистем СССР (Базилевич и др., 1986), видно, что сеть с точками таких определений в нашей стране очень разрежена. Во многих крупных регионах оценок полной первичной продукции растительных сообществ (включая и подземную их часть) нет совершенно. И, в частности, до сих пор не существовало сведений о полной продукции ни одного растительного сообщества долины нижнего отрезка Волги. В 1986 г. на трех стационарных участках, расположенных в сред-

ней части дельты р. Волги, авторами статьи были проведены исследования, направленные на оценку полной первичной годовой продукции трех травянистых фитоценозов. В связи с тем что разные структурные части автотрофного блока экосистем неодинаковы по составу входящих в них органических веществ, была сделана также попытка выразить величину первичной продукции не только в весовых единицах, но и сопоставимых единицах запасенной энергии — калориях.

Материал и методика

На стационарных участках были представлены следующие травянистые растительные сообщества: субассоциация Phalaroido—Scirpetum bolboschoenetosum V. Golub et Mirkin 1986 (участок № 1), ассоциация Bolboschoeno—Glycyrrhizetum echinatae V. Golub et Mirkin 1986 (участок № 2), ассоциация Alismato—Salicornietum V. Golub 1985 (участок № 3). Первое сообщество относится к классу Phragmitetea R. Tx. et Preising 1942 (травянистые болота), второе — к классу Bolboschoenetea maritimi Vicherek et R. Tx. ex R. Tx. et Hulb. 1971 (луговые сообщества слабо- и среднезасоленных почв), третье — к классу Crypsietea aculeatae Vicherek 1973 (луговые солончаки). Полная характеристика флористического состава названных субассоциаций и ассоциаций, а также описание занимаемых ими экотопов даны при обнародовании синтаксонов (Голуб, 1986; Golub, Mirkin, 1986). Все три участка, на которых вели учет первичной продукции, находятся на территории, используемой как сенокосные угодья. До учетов полной первичной продукции в 1986 г. на стационарных участках в течение нескольких лет (3—5) проводились наблюдения за сезонной динамикой надземной массы травостоя.

Характерной особенностью лугово-болотных экосистем дельты р. Волги является длительное затопление их экотопов во время весенне-летних половодий (табл. 1). Эти временные водоемы в низовьях Волги принято называть полоями.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика условий затопления поверхности стационарных участков в 1986 г.

Участок	Дата начала затопления	Дата выхода из-под воды	Длительность затопления, сут	Максимальная фиксировавшаяся глубина, см	Средневзвешенная глубина, см
№ 1	30.04	28.06	58	130	77
№ 2	30.04	17.06	48	52	31
№ 3	4.05	16.07	73	128	62

Длительный срок затопления лугово-болотных экотопов (с высокими температурами воды в полоях (24—27 °С)) приводит к развитию многих видов водорослей. Так, в пробах воды, взятых на стационарных участках в 1986 г., было насчитано 30 видов типа Chlorophyta, 5 видов типа Cyanophyta, 1 вид типа Pyrrophyta, 15 видов типа Bacillariophyta, 7 видов типа Euglenophyta. В полоях эти водоросли находятся в двух состояниях: в виде относительно гомогенной микроскопической взвеси и в виде водорослевых скоплений, образующих так называемую тину, которую создают в основном нитчатые водоросли (виды родов *Mougeotia*, *Zygnema*, *Oedogonium* и некоторых др.). Масса нитчатых водорослей, увлекаемая пузырьками кислорода, выделяемого при фотосинтезе, часто образует большие скопления на поверхности воды. После половодья водорослевые скопления оседают на почву и травостой. Поэтому полную первичную продукцию, формирующуюся в экосистемах дельты Волги, мы определяли как сумму

продукции, накапливающейся в надземной части травостоя, подземных органах высших растений, микроскопической взвеси фитопланктона, водорослевых скоплениях. Величину первичной продукции выражали в г/м² абсолютно сухого вещества и ккал/м².

Продукцию надземной части травостоя определяли путем срезания всех растений на уровне поверхности почвы на площадках 0.5×0.5 м в нескольких повторностях. Число повторностей варьировало от 6 до 10 и устанавливалось с таким расчетом, чтобы ошибка определения надземной массы не превышала 15 %. Срезанную на участках траву сразу же разбирали по видам. Кроме того, надземные части растений каждого вида разбирали на 3 фракции: 1) живая надземная масса; 2) ветошь — отмирающие и отмершие в текущем году побеги и отдельные листья; 3) подстилка — части растений, отмершие в прошлые годы.[1] Вес последней фракции в укосах, сделанных после половодья, в большинстве случаев был очень небольшой. Объясняется это тем, что на стационарных участках постоянно поддерживали сенокосный режим использования надземной массы, а также высокой скоростью разложения органического вещества в низовьях Волги.

Разобранные образцы высушивали на воздухе и взвешивали. Небольшие навески досушивали в термошкафу до постоянного веса при 100 °С. Полученные коэффициенты позволили выразить массу видов растений и их фракций в абсолютно сухом весе. Сумма первой и второй фракций всех видов составляла величину видимого запаса надземной массы, накопленной в текущем году. До 1986 г. учеты надземной массы на стационарных участках проводили несколько раз в течение вегетационного сезона. Эти учеты, сопровождаемые разбором укосов по видам растений, позволили установить, что наибольшая надземная масса на стационарных участках № 1 и 2 накапливается к середине августа, а на участке № 3 — в первой декаде сентября. Поэтому в 1986 г. срезание надземной массы на стационарных участках проводили именно в эти сроки, чтобы определить максимальный видимый запас надземной массы. В связи с тем что у разных видов величина надземной массы достигает наибольшего значения в разное время, общая величина первичной продукции, накапливаемой в надземной сфере высших растений, оценивалась значением «истиной продуктивности» (Утехин, 1977). Для ее определения по данным наблюдений за прошлые годы для каждого из сообществ был рассчитан коэффициент, показывающий, во сколько раз максимальная видимая продукция надземной массы меньше суммы максимальных значений веса надземных частей видов, попавших в укосы в течение всего вегетационного сезона. Значения коэффициентов для участков № 1 и 2 — 1.1, для № 3 — 1.2. Истинную продукцию надземной массы за 1986 г. вычисляли умножением максимальной видимой продукции на полученные коэффициенты.

Для выражения надземной массы растений в энергетических единицах применяют 2 способа: сжигание образцов в калориметрической бомбе (Голубев и др., 1967; Зейналов, 1977) и зоотехнический анализ (Грищенко, 1968, 1969). Мы использовали второй способ, проведя анализы высушенных образцов зеленой массы каждого вида в соответствии с «Руководством по анализу кормов» (1982). Этот анализ позволил установить содержание в сухой траве клетчатки, протеина, жира и безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ). Согласно приводимым в названном руководстве данным об энергетической ценности органических веществ растительного происхождения, было принято, что 1 г клетчатки эквивалентен 4.2 ккал, протеина — 4.0, жира — 9.1, БЭВ — 4.0.

Существующие способы оценки первичной продукции, поступающей в подземные части травянистых растительных сообществ, трудоемки и несовершенны. В одних методических руководствах эту часть первичной продукции предлага-

[1] Название фракций заимствовано из работы В. Н. Макаревич (1978).

ется определять как разность между весом подземных органов в конце и начале вегетационного сезона (Иваки, Мидорикава, 1968). По другим руководствам — необходимо проследить сезонную динамику массы подземной части растительных сообществ, а годовой прирост определить как разность между зафиксированными максимальным и минимальным весом (Малиновский, Работнов, 1974). Вероятно, что второй подход даст более точную оценку первичной продукции, аккумулирующейся в подземной сфере, но он более трудоемок и не мог быть осуществлен силами, которые имелись в распоряжении авторов. Поэтому грубо первичную продукцию, поступающую в подземную часть растений всех трех сообществ, мы определили как разность в весе подземных органов в начале и конце вегетационного сезона.

Первый учет массы подземных органов проводили в начале апреля (весенний учет), второй — в конце августа—начале сентября (летне-осенний учет). Образцы отбирали рамочным способом, по Н. Г. Станкову (Красильников, 1983). Почву с корнями выбирали слоями по 10 см толщиной до глубины 50 см. Затем образцы размачивали и промывали через сито с ячейками диаметром 1 мм, из которого отбирали крупные части подземных органов. Проходящие через сито мелкие части с частицами почвы промывали в сачке из капроновой ткани. После промывки фрагменты подземных органов растений длиной более 5 мм отделяли с помощью пинцета от находящихся среди них минеральных и полуразложившихся органических частиц. Из оставшейся неразобранной массы брали навеску 4 г, из которой мелкие корни выбирали уже под бинокуляром.

Для выражения веса надземных органов в энергетических единицах осуществляли химический анализ корней по такой же методике, как и для надземных частей растений, с той лишь разницей, что корни не разбирали по видам, к которым они принадлежали. Химический анализ проводили раздельно для образцов, отобранных весной и в конце лета—начале осени.

Первичную продукцию микроскопической взвеси фитопланктона определяли, по Винклеру, скляночным методом (Винберг, 1961). Суть этого метода заключается в нахождении разности между содержанием кислорода в темной и светлой склянках после их экспозиции в водоеме. Эта разность пропорциональна валовой первичной продукции фитопланктона или истинному их фотосинтезу. При расчете первичной продукции взвешенного фитопланктона в граммах сухого вещества принимали, что 1 г O_2 соответствует 0.7 г сухого вещества (Бульон, 1983). Склянки устанавливали в полое в середине слоя воды, покрывавшей участки, на сутки в 2-кратной повторности. Измерение глубины воды и суточной интенсивности фотосинтеза повторяли через каждые 7—10 дн. Поскольку эти величины были непостоянны, то после окончания половодья рассчитывали их средневзвешенные значения. Для определения валовой продукции фитопланктона за период половодья в г/м^2 средневзвешенную суточную интенсивность фотосинтеза в 1 л воды умножали на средневзвешенный объем воды под 1 м^2 водоема и на количество дней, в течение которых стационарные участки были затоплены. Принято считать, что около 20 % образовавшегося в процессе фотосинтеза органического вещества расходуется в процессе дыхания самими водорослями (Винберг, 1961). Поэтому эффективную продукцию фотосинтеза фитопланктона вычисляли умножением валовой продукции на 0.8.

При расчете продукции фитопланктона в энергетических единицах принимали, что 1 г выделившегося в процессе фотосинтеза кислорода соответствует 3.51 ккал, накопленным в органическом веществе водорослей (Винберг, 1960).

Продукцию водорослевых скоплений определяли сразу же после половодья путем их снятия с поверхности почвы и растений на площадках 0.5$\times$0.5 м в 5-кратной повторности. Как показала статистическая проверка, при таком способе учета ошибка определения массы осевших водорослей не превышала 5 %.

В лабораторных условиях из собранной массы нитчатых водорослей отбирали минеральные частицы и животные организмы. Затем очищенную массу

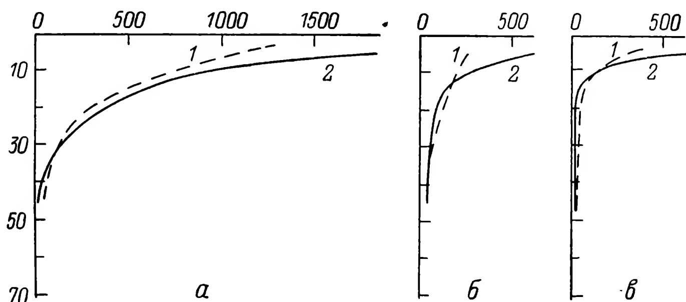
высушивали в термошкафу до абсолютно сухого веса. Для пересчета продукции водорослевых скоплений в энергетические единицы принимали, что 1 г сухой массы водорослевых скоплений содержит столько же калорий, сколько в таком же весе гомогенно распределенного микроскопического фитопланктона (5 ккал).

Результаты и обсуждение

Зоотехнический анализ надземной части видов растений не дал оригинальных результатов. Сведения об энергетической ценности отдельных видов растений были близки к тем, которые можно найти в справочниках по питательности кормов (Переваримость кормов, 1970; Медведев, Сметанников, 1981). Можно лишь отметить, что в 1 г сухой массы травы с участка № 1 содержалось в среднем 3.9 ккал, № 2 — 4.3, № 3 — 4.5; т. е. на луговом солончаке, где надземная масса минимальна, удельная энергетическая ее емкость оказалась максимальной. И наоборот, на участке № 1, где величина надземной массы была максимальна, количество энергии, запасаемое в единице надземной массы, было наименьшим.

Кривые распределения массы подземных органов по глубине свидетельствуют о том, что, во-первых, не менее 90 % их общего веса на всех трех участках сосредоточено в слое 0—50 см (см. рисунок), во-вторых, сезонная динамика подземной массы происходит в основном лишь в самом верхнем почвенном горизонте — 0—10 см. Во всех случаях содержание килокалорий в единице веса в подземных органах, отобранных в летне-осенний период, было больше, чем весной (табл. 2). Обычно при определении части первичной продукции, поступающей в корневую систему, по разности веса подземных органов в разные периоды года на это внимание не обращают.

Самая большая суммарная величина первичной продукции, выраженная в единицах веса, создается на наиболее увлажненном участке № 1, для которого одновременно характерно и самое низкое содержание солей в почве (табл. 3). Наименьшая же масса продуцируется на участке № 3 — луговом солончаке. Анализируя структуру первичной продукции, следует обратить внимание на то, что соотношение веса надземной и подземной ее частей на каждом из участков примерно одинаковое и близкое к единице. Но резко различаются величины первичной продукции, создаваемой водорослями. При небольшом их количестве на стационарных участках № 1 и 2 на участке № 3 они дают 395 г/м², или 56 % суммарной первичной продукции. Объяснить высокую продуктивность низших растений на участке № 3 можно прежде всего тем, что в отличие от двух других участков здесь отсутствует затенение высшими растениями поверхности воды во время половодья. За счет водорослей значительно выравнивается суммарная



Изменение величины массы подземных органов на стационарных участках.

1 — весенний учет, *2* — летне-осенний учет; *а* — участок № 1, *б* — № 2, *в* — № 3. По оси абсцисс — вес, г/м²; по оси ординат — глубина, см.

ТАБЛИЦА 2

Среднее содержание килокалорий в 1 г корней на стационарных участках

Участок	Весенний учет	Летне-осенний учет
№ 1	3.3	3.4
№ 2	3.3	3.5
№ 3	3.4	3.5

первичная продукция трех участков. Так, если учитывать величину первичной продукции, создаваемую высшими растениями, то на участках № 1, 2 и 3 она относится соответственно как 4.1 : 2.3 : 1.0. Если учитывать общую суммарную первичную продукцию, включая и продукцию водорослей, то это соотношение равно 2.0 : 1.1 : 1.0. Еще более выравнивается такое соотношение при выражении первичной продукции в калориях — 1.7 : 0.9 : 1.0. Более того, оказалось, что луговой солончак по запасаемой на единице площади энергии — не самое низкопродуктивное растительное сообщество.

Сравнение с данными о продуктивности других интразональных травянистых экосистем полупустынь суббореального пояса СССР, приведенными в сводке Н. И. Базилевич и др. (1986), показывает, что продуктивность лугово-болотных сообществ дельты р. Волги очень высокая, и все же первичная продукция всех трех рассмотренных сообществ ниже среднего уровня продуктивности речных дельт Земли (Уиттекер, 1980).

В заключение следует отметить, что в используемой нами методике определения первичной продукции трех растительных сообществ дельты р. Волги много несовершенного и возможны значительные ошибки, которые прежде всего занижают общую первичную продукцию. Вероятно, наиболее велико занижение первичной продукции, накапливающейся в подземной части сообществ. Тем не менее полученные данные можно использовать для грубой ориентировочной оценки первичной продукции лугово-болотных экосистем дельты р. Волги в условиях, когда других сведений о первичной продукции растительных сообществ этого региона не имеется.

ТАБЛИЦА 3

Структура первичной продукции на стационарных участках

	Участок					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	№ 3
	г/м²			ккал/м²		
Истинная продукция надземной массы	679/48	381/50	145/20	2622/47	1638/53	653/20
Продукция подземной массы	610/43	348/46	168/24	2242/41	1331/43	641/20
Продукция водорослевых скоплений	49/3	—	333/47	244/4	—	1666/51
Эффективная продукция микроскопической взвеси фитопланктона	88/6	26/4	62/9	440/8	126/4	314/9
Суммарная продукция	1426/100	755/100	708/100	5548/100	3095/100	3274/100

Примечание. В числителе — абсолютное значение продуктивности, в знаменателе — в процентах от общей массы.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 296 с. — *Бульон В. В.* Первичная продукция водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с. — *Винберг Г. Г.* Первичная продуктивность водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 330 с. — *Винберг Г. Г.* Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Изд-во Мин. высш. обр. БССР, 1961, с. 11—24. — *Голуб В. Б.* К характеристике ассоциации Alismato—Salicornietum в дельте р. Волги. — В кн.: Антропогенные процессы в растительности. Уфа: Изд-во БФ АН СССР, 1986, с. 35—47. — *Голубев В. Н., Махаева Л. В., Кожевникова С. К.* Опыт калориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности крымской яйлы. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 9, с. 1307—1320. — *Грищенко О. М.* Биологический круговорот химических элементов и энергии в пырейных лиманах Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 3, ч. 2. Л.: ВГО, 1968, с. 38—51. — *Грищенко О. М.* Динамика калорийности биомассы сообществ степных пырейных лиманов Северного Прикаспия. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 4, ч. 2. Л.: ВГО, 1969, с. 21—31. — *Зейналов Ю. А.* Калориметрическое определение энергии, аккумулированной в фитомассе отдельных групп растений Азербайджана. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1977, № 4, с. 32—40. — *Иваки Х., Мидорикава Б.* Принципы определения продукции корней у травянистых многолетников. — В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.: Наука, 1968, с. 66—72. — *Красильников П. К.* Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований). Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Макаревич В. Н.* Постановка исследований первичной продукции лугового сообщества. — В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978, с. 162—169. — *Малиновский К. А., Работнов Т. А.* Изучение луговых биоценозов. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974, с. 318—331. — *Медведев П. Ф., Сметанникова Л. И.* Кормовые растения европейской части СССР. Л.: Колос, 1981. 336 с. — *Переваримость* кормов. М.: Колос, 1970. 463 с. — *Руководство* по анализам кормов. М.: Колос, 1982. 73 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Утехин В. Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977. 146 с. — *Golub V. B., Mirkin B. M.* Grasslands of the Lower Volga Valley. — Folia geobot. et Phytotaxon., 1986, N 4, p. 337—395.

Астраханский государственный
педагогический институт.

Получено 6 V 1987.

УДК 581.9 (477.75)

Бот. журн., т. 73, № 6

В. Н. Голубев, И. В. Голубева

ТЕРЕСКЕННИКИ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

V. N. GOLUBEV, I. V. GOLUBEVA. CERATOIDES COMMUNITIES OF THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA

Установлено 2 новых местонахождения терескена *Ceratoides papposa* на Южном побережье Крыма: в западной части (урочище Аязьма) и в восточной, близ пос. Прибрежное. Впервые приводятся геоботанические описания терескенников из новых пунктов произрастания и в ранее известном — на южных приморских склонах хр. Тете-Оба под Феодосией. Обосновано выделение в Крыму новой формации *Ceratoideta papposae* в рамках типа фриганы или нагорных ксерофитов. Приводится флоро- и ценогенетическое обсуждение сделанных находок.

Терескен *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. был известен до настоящего времени в Крыму только на горе Тете-Оба в окр. г. Феодосии, найденный там впервые В. Талиевым (Вульф, 1947; Определитель. . ., 1972). Никаких сведений о растительности, в которой произрастает терескен, при этом не имелось. В гербарии Никитского ботанического сада экземпляры этого вида до наших

Состав видов и их обилие (по Браун-Бланке) терескенников Южного побережья Крыма

Вид	Ассоциация			Вид	Ассоциация		
	1	2	3		1	2	3
Achillea nobilis			1	*Inula aspera*	+	1	1
Aegilops biuncialis		1		*I. ensifolia*	1	1	2
Agrimonia eupatoria			+	*I. germanica*		1	
Agropyron imbricatum		3		*I. oculus-christi*			2
A. ponticum		2	2	*Jasminum fruticans*	1		
Allium pulchellum	+	2	1	*Juniperus excelsa*	1		
Alyssum obtusifolium			1	*J. oxycedrus*	+		
A. trichostachyum		2		*Jurinea sordida*	+	2	2
Artemisia santonica	3	3	3	*J. stoechadifolia*		3	1
Asparagus litoralis			1	*Kochia prostrata*	+	2	2
Asperula galioides		2	1	*Koeleria cristata*		1	
A. rumelica			2	*Lactuca serriola*			1
A. stevenii		1		*Lappula barbata*			1
Astragalus arnacantha	+	+		*Lagoseris sancta*		+	
A. onobrychis		+		*Limonium meyeri*		1	
A. oxyglottis		3		*Linosyris villosa*	2	2	2
A. rupifragus			1	*L. vulgaris*	1	3	2
A. utriger	2			*Linum corymbulosum*	2		
Atraphaxis replicata		2		*L. euxinum*	+	1	1
Bromopsis riparia		3	2	*L. lanuginosum*			1
Bromus mollis		1		*L. tenuifolium*			1
B. squarrosus	1	1		*Marrubium peregrinum*			1
Camphorosma monspeliaca		3	2	*Matthiola odoratissima*		2	1
Capparis spinosa	1	2	1	*Melica taurica*	1		
Carex hallerana	1			*Melilotus tauricus*	1	3	+
Centaurea aemulans		3		*Nonnea pulla*		1	
C. diffusa			1	*Onobrychis miniata*		2	1
C. salonitana		1	1	*Onosma rigida*		+	
C. sterilis	+	1	2	*Ornithogalum flavescens*		1	
C. trinervia			1	*Oxytropis pilosa*	+	1	
Ceratoides papposa	3	3	3	*Paeonia tenuifolia*			1
Cleistogenes serotina		2		*Paronychia cephalotes*		2	
Convolvulus lineatus		1		*Phlomis pungens*			1
C. holosericeus		1	1	*Phragmites australis*	1	1	
Coronilla emeroides	1			*Pimpinella lithophila*		2	2
Crupina vulgaris	+			*Pinus stankewiczii*	2		
Cynanchum acutum		+		*Plantago lanceolata*	+	+	+
Cynodon dactylon		1		*Poa sterilis*	3	3	1
Dianthus marschallii		1		*Polygala major*	+		
Dorycnium intermedium	+			*Potentilla taurica*		1	
Echinops banaticus		1	3	*Pyrus elaeagnifolia*	+	1	
Elytrigia nodosa	3	2		*Quercus pubescens*	+		
E. ruthenica		1	2	*Rhoemeria hybrida*			1
E. scythica		1		*Rosa canina*		1	
Ephedra distachya		+		*Salvia nemorosa*		1	2
Eryngium campestre	+	1	1	*Scorzonera hispanica*	1		
Euphorbia petrophila			2	*S. laciniata*		1	2
E. seguierana			1	*S. mollis*		1	
Festuca valesiaca		2	2	*Senecio grandidentatus*		1	
Fumana arabica		1		*Seseli dichotomum*	3		
F. procumbens	1			*S. gummiferum*		3	
Galium tenuissimum		1		*S. pauciradiatum*	+		
Genista pontica		1		*Sideritis montana*			1
Hedysarum candidum			+	*Steptorhamphus tuberosus*	+		
H. tauricum		2	1	*Stipa brauneri*			3
Helianthemum canum		1		*S. pulcherrima*			+
Hieracium bauhiniflorum			+	*Suaeda altissima*			+
Holosteum umbellatum		1		*Tanacetum millefolium*			1
Hypericum elegans		+		*Teucrium chamaedrys*	1		1
H. perforatum	+		+	*T. polium*	+	2	1

Продолжение

Вид	Ассоциация			Вид	Ассоциация		
	1	2	3		1	2	3
Thymelaea passerina		2	2	*Tulipa callieri*		1	
Thymus callieri	1	2	3	*Veronica multifida*		1	
Tragopogon dasyrhynchus		+		Всего . . .	44	79	63

Примечание. 1 — Ceratoides papposa [+Seseli dichotomum+Elytrigia nodosa+Artemisia santonica+Poa sterilis]; 2 — Ceratoides papposa [+Agropyron imbricatum+Artemisia santonica+Seseli gummiferum] — Poa sterilis+Camphorosma monspeliaca+Linosyris vulgaris+ +Jurinea stoechadifolia; 3 — Ceratoides papposa [+Agropyron ponticum+Artemisia santonica+ +Echinops banaticus+Stipa brauneri] — Camphorosma monspeliaca+Pimpinella lithophila.

сборов отсутствовали. В 1982 г. И. В. Голубева установила новое и самое западное местонахождение терескена в урочище Аязьма, невдалеке от Балаклавы. В 1986 г. сотрудники отдела флоры и растительности Никитского ботанического сада В. В. Корженевский и А. В. Сазонов обнаружили еще одно местонахождение терескена — в районе поселков Прибрежное и Солнечная Долина в Восточном Крыму. Настоящая статья основана на многократных детальных геоботанических описаниях растительности с участием терескена в указанных трех местонахождениях, выполненных в 1986—1987 гг. (см. таблицу).

Терескен является эвритопным южнопалеарктическим видом, распространенным в Средней Европе, Западном и Восточном Средиземноморье, Иране, Джунгарии, Монголии, Северном Китае; в СССР встречается в южных районах европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири (южные районы), Средней Азии (Ильин, 1936). Он произрастает в степных биомах по каменисто-щебнистым и меловым обнажениям, но главным образом в жарких равнинных и холодных высокогорных пустынях. В качестве характерного компонента он входит в состав очень разнообразных растительных сообществ: туранговых тугаев из *Populus diversifolia* [1] в долинах гор Средней Азии, нагорно-ксерофитной растительности Западного и Центрального Тянь-Шаня, заволжско-казахстанских разнотравно-типчаково-ковыльных степей, прикаспийско-казахстанских полынно-эрековых степей (*Artemisia arenaria*, *A. astrachanica*, *A. lerchiana*, *Agropyron silitricum*), ковыльковых (*Stipa glareosa*, *S. orientalis*) и полукустарничково-полынных (*Artemisia frigida*, *A. scorniakowii*) центрально-азиатских и памирских пустынных степей, высокогорных терескеновых и полынно-терескеновых пустынь Памира и Тянь-Шаня и других типов (Родин, Рубцов, 1956; Рубцов, 1956). Особые ассоциации терескен образует на бугристых песках у подножия Киргизского Алатау (Прозоровский, 1940). Таким образом, говорить о четкой и единообразной фитоценотической приуроченности терескена не приходится.

Мнения об экологической природе терескена заметно расходятся. Так, К. В. Станюкович (1949) его относит к эуксерофитным полукустарничкам, но А. В. Прозоровский (1940) полагает, что терескен менее ксерофилен по сравнению с большой группой полыней (*Artemisia sublessingiana*, *A. terrae-albae*, *A. herba-alba*, *A. turanica* и др.), *Kochia prostrata*, *Salsola rigida*, *Nanophyton erinaceum* и является переходным к нагорным психроксерофитам. Вероятно, экологическая неоднородность связана с систематической дифференциацией таксона в пределах ареала. А. Лозина-Лозинская (цит. по: Ильин, 1936) выделяла внутри вида 3 географические расы: var. *pratensis* A. Los. — степной

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

тип с довольно высокими и прямыми стеблями и почти голыми листьями; var. *deserticola* A. Los. — горнопустынный тип, растение относительно более низкое, с распростертыми по земле ветвями, с опушенными сверху и снизу листьями; var. *tragacanthoides* A. Los. — трагакантовый тип, мелкий, образующий в субальпийском и альпийском поясах гор Средней Азии плотные подушки.

Нет единого представления и о флорогенетической природе терескена и фитоценотической сущности сообществ, в которых он является доминантом или характерным видом. Е. М. Лавренко (1956б) рассматривает терескен в качестве средиземноморского растения, Е. В. Вульф (1944) высокогорные пустыни Памира с участием терескена относит к растительности восточно-средиземноморского типа. Ксерофитную пустынную растительность долин высокогорий Памира О. В. Заленский (1950) связывает в своем генезисе более с Центральной Азией, чем с Восточным Средиземноморьем.

Новые находки терескена в Крыму укрепляют его позиции в восточно-средиземноморской части общего ареала. Обращает на себя внимание единство эколого-педологических условий произрастания терескена во всех трех местообитаниях в Крыму. Это преимущественно склоны южной ориентации (иногда юго-восточной или юго-западной), крутизной от 25 до 35—40°. Весьма характерными являются грунтовые породы, на которых развивается терескен, а именно оксфордские глины (юрская система) с прослоями сидеритов, вскрытых эрозией поверхностных текучих вод во время сильных дождей. В местах его распространения наблюдаются оплывы глин, даже оползни, особенно по руслам временных водотоков, обычно пронизанные корневищами *Phragmites australis*, сдерживающими эрозионные процессы. Эти серые глины урочищ с вкраплениями крошащихся сидеритов, регулярно смываемые с поверхности, проработанные разветвленной сетью борозд, врезов и промоин, и служат местами произрастания терескена. Как правило, эрозионные склоны с терескеном обращены к морю, хотя отдельные кулуары и закрыты от него стенками поперечных отрогов. В указанных условиях терескен встречается на высоте от 5—10 до 100—300 м над ур. м. В геологическом отношении названные формы рельефа развиты на древних речных террасах разного уровня (и порядка), вскрыты современной эрозией.

Пожалуй, самым неожиданным было открытие местопроизрастания терескена в урочище Аязьма (на территории заказника республиканского значения «Мыс Айя»), в его центральной части, на высоте от 200 до 300 м, а также в прибрежной полосе на высоте 15—20 м над ур. м. Геоботаническое описание растительности сделано на высоте 230—280 м над ур. м., уклон до 35—40°, разбитый довольно густой сетью промоин и врезанных русел (таблица, ассоциация 1). Общее проективное покрытие около 40 %. Окружает местообитание сосновый лес из реликтовой *Pinus stankewiczii*, отдельные экземпляры и подрост которой встречаются и на эрозионном склоне с размываемыми оксфордскими глинами. Основными доминирующими видами (с обилием до 3) являются терескен, пырей, полынь сантонинная, мятлик бесплодный, по которым можно составить название ассоциации: Ceratoides papposa [+Seseli dichotomum+Elytrigia nodosa+ +Artemisia santonica+Poa sterilis]. Эта ассоциация отличается от других рядом флористико-ценотических параметров. Так, в Аязьме для ассоциации терескена характерны весьма обильные *Seseli dichotomum*, *Linum corymbulosum*. В меньшем обилии, но только в данном местообитании произрастают *Astragalus utriger*, *Coronilla emeroides*, *Crupina vulgaris*, *Dorycnium intermedium*, *Fumana procumbens*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus*, *Melica taurica*, *Polygala major*, *Quercus pubescens*, *Scorzonera hispanica*, *Seseli pauciradiatum*, *Steptorhamphus tuberosus*. Как видно, здесь встречается ряд элементов можжевелово-пушистодубовых лесов, характерных для западного южнобережья. А вот *Seseli pauciradiatum* более свойственна восточным районам Крыма, и присутствие

ее здесь как бы объединяет флористико-экологической связью тересценник Аязьмы с восточными его фрагментами.

Следующее к востоку от описанного местообитание терескена расположено в 2 км от пос. Прибрежное, на южном приморском склоне крутизной 25—30°, на высоте от 5 до 80 м над ур. м. Это также вскрытые эрозией оксфордские глины с прослоями сидеритов, постоянно размываемые с поверхности. Общее проективное покрытие до 50 %. Развита ассоциация Ceratoides papposa [+Agropyron imbricatum+Artemisia santonica+Seseli gummiferum] — Poa sterilis+Camphorosma monspeliaca+Linosyris vulgaris+Jurinea stoechadifolia. Из наиболее характерных для данной ассоциации можно назвать виды *Agropyron imbricatum*, *Alyssum trichostachyum*, *Astragalus oxyglottis*, *Atraphaxis replicata*, *Centaurea aemulans*, *Cleistogenes serotina*, *Dianthus marschallii*, *Helianthemum canum*, *Limonium meyeri*, *Onosma rigida*, *Paronychia cephalotes*, *Tulipa callieri*, *Veronica multifida*. Все это преимущественно эуксерофиты, степные или петрофитные, приспособленные к экстремальным засушливым условиям открытого южного склона. Ксеромезофитный эфемер *Astragalus oxyglottis* в период зноя полностью высыхает и переживает это время в виде покоящихся семян, а геоэфемероид *Tulipa callieri* — в виде глубоко погруженных луковиц.

Самое восточное местонахождение, только одно ранее известное в литературе, — приморские южные склоны Тете-Оба под Феодосией. Места эти в отличие от предыдущих подвергаются сильному выпасу (овцы), накладывающему свою печать на состав растительности. Терескен развивается на склонах (до 30—35°) на высоте до 150 м над ур. м. Нами описан тересценник на отроге Тете-Оба, северо-восточнее пос. Орджоникидзе, близ дороги, соединяющей этот поселок с с. Южным. Изучена ассоциация Ceratoides papposa [+Agropyron ponticum+Artemisia santonica+Echinops banaticus+Stipa brauneri] —Camphorosma monspeliaca+Pimpinella lithophila. Общее проективное покрытие — до 45 %. К числу пасторальных явлений следует отнести высокое участие в сложении растительности *Echinops banaticus*, а также присутствие *Centaurea diffusa*, *Marrubium peregrinum*, *Euphorbia petrophila*, *E. seguierana* и др. Из характерных видов ассоциации, не встречающихся в ранее описанных, можно назвать *Alyssum obtusifolium*, *Asparagus litoralis*, *Asperula rumelica*, *Astragalus rupifragus*, *Linum lanuginosum*, *L. tenuifolium*, *Tanacetum millefolium*. Это также петрофитно-степные ксерофитные виды, соответствующие жестким экологическим условиям обитания.

Охарактеризованные терескеновые ассоциации объединяются общими доминирующими видами: *Artemisia santonica*, *Linosyris villosa*, *L. vulgaris*, *Poa sterilis*, *Thymus callieri* (правда, некоторые из них в отдельных ассоциациях сокращают обилие: *Linosyris vulgaris* и *Thymus callieri* — в первой, *Poa sterilis* — в третьей). Значительно число видов, общих для всех трех ассоциаций, с меньшим обилием: *Allium pulchellum*, *Capparis spinosa*, *Centaurea sterilis*, *Eryngium campestre*, *Inula aspera*, *I. ensifolia*, *Jurinea sordida*, *Kochia prostrata*, *Linum euxinum*, *Melilotus tauricus*, *Plantago lanceolata*, *Teucrium polium*. Вторая и третья ассоциации приобретают значительное флористическое единство благодаря общим видам: *Asperula galioides*, *Bromopsis riparia*, *Centaurea salonitana*, *Convolvulus holosericeus*, *Festuca valesiaca*, *Hedysarum tauricum*, *Jurinea stoechadifolia*, *Matthiola odoratissima*, *Onobrychis miniata*, *Pimpinella lithophila*, *Salvia nemorosa*, *Scorzonera laciniata*. Видов, объединяющих первую и вторую ассоциации, немного: *Astragalus arnacantha*, *Bromus squarrosus*, *Elytrigia nodosa*, *Oxytropis pilosa*, *Pyrus elaeagnifolia*, *Phragmites australis*.

Во всех трех местообитаниях терескен развивается в форме полукустарничка или полукустарника, так как его надземные побеги текущего года у разных особей варьируют от 15—20 до 50—60 см. В основании образуется многолетняя побеговая система, состоящая из одревесневающих базальных частей годичных побегов, симподиально сочленяющихся. Хорошо сформированные го-

дичные побеги этого года являются генеративными, менее развитые остаются вегетативными. Те и другие к осени отмирают на бо́льшую часть длины. Однако если они занимают плагиотропное положение, простираясь по поверхности почвы, то в этом случае способны сохраняться живыми и перезимовывать на большей части длины. Листья на очень коротких черешках вытянутые, линейно-ланцетные, узкие, до 3—4 см длины при ширине 2—4 мм, с обеих сторон густо опушены мелкими звездчатыми волосками, отчего имеют серо-серебристый цвет. Годичные побеги текущего прироста развиваются ортотропно, рыхлыми дерновинами из множества побегов, но возможны и плагиотропно простирающиеся оси. Поэтому есть основания относить крымские особи терескена, идентичные в описанных трех местонахождениях, к var. *deserticola*.

Ведущими ценообразователями исследованных сообществ являются полукустарнички *Ceratoides papposa* и *Artemisia santonica*, во второй и третьей ассоциациях также *Camphorosma monspeliaca* и *Thymus callieri*, что свидетельствует о петрофитном и ксерофильном характере растительности. По экологической и фитоценотической природе, особенностям субстрата она более всего приближается к типу нагорных ксерофитов в той характеристике, которую дает ему Е. М. Лавренко (1956а). По мнению Н. И. Рубцова (1958), тип «нагорные ксерофиты» вполне соответствует типу «фригана». Эти понятия подразумевают растительность аридных стран, состоящую «из ксероморфных кустарников и полукустарников, отчасти многолетних трав, образующих обычно сильно изреженные сообщества по каменистым склонам гор» (Рубцов, 1958 : 575). Как видно из предыдущего, рассматриваемые крымские induced терескенники достаточно полно отвечают диагностическим параметрам типа фриганы, или нагорных ксерофитов. По данным Рубцова (1958), тип фриганы в Крыму представлен слабо, главным образом видами *Astragalus arnacantha*, *Teucrium polium*, *Convolvulus tauricus*, *Thymus* (*Th. callieri*, *Th. tauricus* и др.), *Helianthemum* (*H. orientale*, *H. canum* и др.), *Genista albida*, *Cistus tauricus*. Сообщества с обильным развитием каждого из этих видов дают возможность объединять их в соответствующие формации: Cisteta, Thymeta и т. д. Терескеновая формация в цитируемой работе Рубцова (1958) отсутствует. Таким образом, можно констатировать наличие в Крыму фрагментов новой формации фриганы Ceratoideta papposae.

Фригана имеет широкое распространение в странах Средиземноморья (Ильинский, 1937), а в СССР — в Южном и отчасти Восточном Закавказье, в горах Средней Азии: Копет-Даге, Памиро-Алае, Западном и частично Центральном Тянь-Шане (Лавренко, 1956а). Таким образом, установленная нами впервые формация терескена в Крыму укрепляет ценогенетическую связь растительности собственно Средиземноморья с Передней и Средней Азией. Данное положение отвечает единству геологического развития всей этой территории как области Древнего Средиземья, в понимании М. Г. Попова (1963).

С другой стороны, местообитания терескена в Крыму явно тяготеют к морскому побережью. Средиземноморский (в широком смысле) географический элемент флоры Крыма в этом плане получает дополнительное выражение. Нет сомнения, что проникновение терескена в Крым осуществлялось через побережье и периодически осушавшийся (в плейстоцене и голоцене) шельф Черного моря. Этот прибрежноморский миграционный путь был обоснован для целой группы средиземноморских видов: *Arabis verna*, *Anogramma leptophylla*, *Asplenium billotii*, *Brassica sylvestris*, *Theligonum cynocrambe*, *Veronica cymbalaria* и др. (Голубев и др., 1984, 1985, 1986). Новые факты в его пользу склоняют к мысли о существенности этого миграционного пути в генезисе флоры Крыма.

Выявленные и обследованные терескенники являются редчайшими растительными сообществами Крыма. Естественно, они нуждаются в тщательной охране и дальнейшем наблюдении за их состоянием и развитием.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Вульф Е. В.* Сем. *Chenopodiaceae* Less. — В кн.: Флора Крыма. Т. 2, вып. 1. М.; Л.: ОГИЗ; Сельхозгиз, 1947, с. 85—115. — *Голубев В. Н.*, *Ена А. В.*, *Сазонов А. В.* О новых находках *Anogramma leptophylla* (*Hemionitidaceae*) в Крыму. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 550—553. — *Голубев В. Н.*, *Сазонов А. В.*, *Ена А. В.* Находка *Cheilanthes pteridioides* (*Sinopteridaceae*) в Крыму. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 847—849. — *Голубев В. Н.*, *Сазонов А. В.*, *Волокитин Ю. С.* К хорологии и биоэкологии *Theligonum cynocrambe* L. в Крыму. — В кн.: Флора и растительность Украины. Киев: Наук. думка, 1986, с. 16—19. — *Заленский О. В.* Пути растениеводческого освоения высокогорий Памира. — В кн.: Пустыни СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 37—63. — *Ильин М. М.* Сем. 53. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 2—354. — *Ильинский А. П.* Растительность земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 458 с. — *Лавренко Е. М.* Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. Общий обзор. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956а, с. 573—575. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956б, с. 595—730. — *Определитель* высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. 550 с. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Наука, 1963. 135 с. — *Прозоровский А. В.* Полупустыни и пустыни СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 267—480. — *Родин Л. Е.*, *Рубцов Н. И.* Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 731—796. — *Рубцов Н. И.* Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. — В кн.: Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 575—594.— *Станюкович К. В.* Растительный покров Восточного Памира. — Зап. ВГО. Нов. сер., 1949, т. 10. 159 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Никитский ботанический сад,
Ялта

Получено 13 VIII 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998

О. В. Чернева

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ РОДА *COUSINIA (ASTERACEAE)* ФЛОРЫ СССР

O. V. TSCHERNEVA. A SYNOPSIS OF THE *COUSINIA (ASTERACEAE)* GENUS SYSTEM IN THE FLORA OF THE USSR

Cousinia Cass. 1827, Dict. Sci. Nat. 47 : 503.
Тип: *C. carduiformis* Cass. (=*C. orientalis* (Adams) C. Koch).
Subgen. 1. *Cynaroides* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Тип: *C. lappacea* Schrenk.
Sect. 1. *Lappaceae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 9, p. p.
Лектотип: *C. lappacea* Schrenk. — Монотипная секция.
Sect. 2. *Ctenarctium* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 512, 546.
Тип: *C. anomala* Franch. — Монотипная секция.
Sect. 3. *Pseudarctium* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 512, 545.
Лектотип: *C. umbrosa* Bunge.
Ser. 1. *Umbrosae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 512, 546.
Лектотип: *C. umbrosa* Bunge. — Виды: *C. umbrosa* Bunge, *C. tomentella* C. Winkl.
Ser. 2. *Spuriae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 545.
Тип: *C. pseudarctium* Bornm. — Монотипный ряд.
Sect. 4. *Nanarctium* Juz. ex Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 80.
Тип: *C. arctioides* Schrenk. — Монотипная секция.
Sect. 5. *Oligantha* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 515, 565.
Тип: *C. triflora* Schrenk. — Монотипная секция.
Sect. 6. *Pectinatae* C. Winkl. 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 2 : 263, p. p.
Лектотип: *C. alberti* Regel et Schmalh. — Виды: *C. alberti* Regel et Schmalh., *C. pentacantha* Regel et Schmalh., *C. horrescens* Juz., *C. pentacanthoides* Juz. ex Tschern.
Sect. 7. *Chrysis* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 515, 548.
Лектотип: *C. aurea* C. Winkl. — Виды: *C. aurea* C. Winkl., *C. medians* Juz., *C. refracta* (Bornm.) Juz., *C. schmalhausenii* C. Winkl., *C. karatavica* Regel et Schmalh., *C. haesitabunda* Juz., *C. chlorantha* Kult., *C. korolkowii* Regel et Schmalh.
Subgen. 2. *Hypacanthodes* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Тип: *C. korshinskyi* C. Winkl.
Sect. 8. *Abolinia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 81.
Тип: *C. abolinii* Kult. ex Tschern. — Виды: *C. abolinii* Kult. ex Tschern., *C. egregia* Juz., *C. dolichophylla* Kult.
Sect. 9. *Serratulopsis* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 83.
Тип: *C. vavilovii* Kult. — Монотипная секция.
Sect. 10. *Amberbopsis* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 83.

Т и п: *C. grandifolia* Kult. — Монотипная секция.
Sect. 11. *Lacerae* C. Winkl. 1898, Тр. Петерб. бот. сада, 14, 2 : 216, p. p.
Л е к т о т и п: *C. korshinskyi* C. Winkl.
Ser. 1. *Pterolepideae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 522, 562.
Л е к т о т и п: *C. pterolepida* Kult. — Виды: *C. fedtschenkoana* Bornm., *C. korshinskyi* C. Winkl., *C. pterolepida* Kult., *C. ugamensis* Karmyscheva.
Ser. 2. *Macilentae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Т и п: *C. macilenta* C. Winkl. — Виды: *C. macilenta* C. Winkl.
Subgen. 3. *Cousinia.*
Т и п: тип рода.
Sect. 12. *Badghysia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 77.
Т и п: *C. badghysi* Kult. — Виды: *C. badghysi* Kult.
Sect. 13. *Leucocaulon* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 77.
Т и п: *C. turcomanica* C. Winkl. — Виды: *C. turcomanica* C. Winkl., *C. linczewskii* Juz.
Sect. 14. *Stenocephalae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 24.
Л е к т о т и п: *C. stenocephala* Boiss.
Ser. 1. *Leptocephalae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Т и п: *C. leptocephala* Fisch. et Mey. ex Bunge. — Монотипный ряд.
Ser. 2. *Hypopoliae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Т и п: *C. hypopolia* Bornm. et Sint. — Виды: *C. albiflora* (Bornm. et Sint.) Bornm., *C. hypopolia* Bornm. et Sint., *C. mucida* Kult. ex Tschern., *C. stahliana* Bornm. et Gauba.
Ser. 3. *Chaetocephalae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 594.
Т и п: *C. chaetocephala* Kult. — Монотипный ряд.
Sect. 15. *Leiocaules* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 42, p. max. p.
Л е к т о т и п: *C. boissieri* Buhse.
Subsect. 1. *Praemontanae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. boissieri* Buhse.
Ser. 1. *Boreales* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch. — Виды: *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch., *C. talassica* (Kult.) Juz. ex Tschern.
Ser. 2. *Affines* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 523, 550.
Т и п: *C. hamadae* Juz. — Виды: *C. hamadae* Juz., *C. arctotidifolia* Bunge, *C. pseudaffinis* Kult., *C. xanthiocephala* Tschern.
Ser. 3. *Antonowianae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. antonowii* C. Winkl. — Виды: *C. antonowii* C. Winkl.
Ser. 4. *Glandulosae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. glandulosa* Kult. — Монотипный ряд.
Subsect. 2. *Congestiformes* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. cryptadena* Juz. — Виды: *C. cryptadena* Juz.
Sect. 16. *Chrysoptera* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 78.
Т и п: *C. alata* Schrenk.
Ser. 1. *Dissectae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 514, 551.
Л е к т о т и п: *C. dissecta* Kar. et Kir. — Виды: *C. dissecta* Kar. et Kir., *C. perovskiensis* (Bornm.) Juz. ex Tschern., *C. sogdiana* Bornm., *C. dolichoclada* Juz.
Ser. 2. *Alatae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 514, 551.
Л е к т о т и п: *C. alata* Schrenk. — Виды: *C. alata* Schrenk, *C. oxiana* Tschern., *C. psammophila* Kult., *C. schistoptera* Juz., *C. turkmenorum* Bornm.
Sect. 17. *Olgaeanthe* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 78.
Т и п: *C. olgae* Regel. et Schmalh. — Виды: *C. olgae* Regel et Schmalh., *C. integrifolia* Franch.
Sect. 18. *Chrysantha* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 79.

Т и п: *C. pygmaea* C. Winkl. — Монотипная секция.
Sect. 19. *Actinia* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 44.
Т и п: *C. actinia* Boiss.
Ser. 1. *Albertoregelianae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. albertoregelia* C. Winkl. — Виды: *C. albertoregelia* C. Winkl., *C. bobrovii* Juz., *C. oopoda* Juz., *C. gontscharowii* Juz., *C. stricta* Tschern.
Ser. 2. *Sclerophyllae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. sclerophylla* Juz. — Монотипный ряд.
Sect. 20. *Pseudactinia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 79.
Т и п: *C. oreodoxa* Bornm. et Sint. — Виды: *C. oreodoxa* Bornm. et Sint., *C. apiculata* Tschern., *C. glochidiata* Kult.
Sect. 21. *Hoplophylla* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 79.
Т и п: *C. raddeana* C. Winkl. — Монотипная секция.
Sect. 22. *Molles* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 13.
Т и п: *C. mollis* Schrenk.
Ser. 1. *Pseudomolles* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 546.
Т и п: *C. pseudomollis* C. Winkl. — Виды: *C. pseudomollis* C. Winkl., *C. leptacantha* (Bornm.) Juz.
Ser. 2. *Fasciculares* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 547.
Т и п: *C. fascicularis* Juz. — Монотипный ряд.
Ser. 3. *Molles* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 546.
Т и п: *C. mollis* Schrenk. — Монотипный ряд.
Sect. 23. *Sciadocousinia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 81.
Т и п: *C. eryngioides* Boiss.
Ser. 1. *Eryngioides* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. eryngioides* Boiss. — Виды: *C. eryngioides* Boiss., *C. pycnocephala* Rech. f.
Ser. 2. *Fraternellae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Т и п: *C. fraternella* Bornm. — Виды: *C. margiana* Juz.
Sect. 24. *Cousinia.*
Т и п: тип рода.
Subsect. 1. *Irano-armeniacae* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 179.
Л е к т о т и п: *C. chlorocephala* C. A. Mey.
Ser. 1. *Chlorocephalae* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 180.
Л е к т о т и п: *C. chlorocephala* C. A. Mey. — Виды: *C. chlorocephala* C. A. Mey., *C. daralaghezica* Takht.
Ser. 2. *Brachypterides* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 182.
Л е к т о т и п: *C. brachyptera* C. A. Mey. — Виды: *C. armena* Takht., *C. fedorovii* Takht., *C. brachyptera* C. A. Mey.
Ser. 3. *Decipientes* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 184.
Т и п: *C. araxena* Takht. — Виды: *C. araxena* Takht.
Ser. 4. *Ilicifoliae* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 185.
Л е к т о т и п: *C. erivanensis* Bornm. — Виды: *C. erivanensis* Bornm., *C. meghrica* Takht., *C. iljinii* Takht., *C. lomakinii* C. Winkl., *C. hohenackeri* Fisch. et Mey.
Subsect. 2. *Cousinia.*
Т и п: тип рода.
Ser. 1. *Cousinia.*
Т и п: тип рода. — Виды: *C. orientalis* (Adams) C. Koch, *C. microcephala* C. A. Mey.

Ser. 2. *Eudolicholepides* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 10.
Тип: *C. dolicholepis* Schrenk. — Монотипный ряд.
Ser. 3. *Scabridae* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 12.
Лектотип: *C. scabrida* Juz. — Виды: *C. vicaria* Kult., *C. angreni* Juz., *C. scabrida* Juz., *C. minkwitziae* Bornm., *C. tenuisecta* Juz.
Ser. 4. *Turkestanicae* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 32.
Тип: *C. syrdariensis* Kult. — Виды: *C. syrdariensis* Kult., *C. turkestanica* (Regel) Juz.
Ser. 5. *Pungentes* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 19.
Тип: *C. pungens* Juz. — Виды: *C. juzepczukii* Tschern., *C. umbilicata* Juz., *C. pungens* Juz., *C. scleracantha* Kult. ex Tschern.
Ser. 6. *Polycephalae* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 21.
Тип: *C. polycephala* Rupr. — Виды: *C. polycephala* Rupr., *C. finitima* Juz., *C. sporadocephala* Juz.
Ser. 7. *Resinosae* Juz. 1932, Тр. Ин-та кауч. и гут. 4 : 24.
Лектотип: *C. resinosa* Juz. — Виды: *C. spiridonovii* Juz., *C. transoxana* Tschern., *C. ambigens* Juz., *C. resinosa* Juz., *C. kazachorum* Juz. ex Tschern., *C. horridula* Juz., *C. maracandica* Juz.
Ser. 8. *Platystegiae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 595.
Тип: *C. platystegia* Tschern. — Монотипный ряд.
Ser. 9. *Congestae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.
Тип: *C. congesta* Bunge. — Виды: *C. congesta* Bunge, *C. agelocephala* Tschern., *C. androssovii* Juz.
Ser. 10. *Egentes* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 516, 553.
Лектотип: *C. egens* Juz. — Виды: *C. dichromata* Kult., *C. egens* Juz.
Sect. 25. *Eriocousinia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 82, p. p.
Тип: *C. pannosa* C. Winkl.
Ser. 1. *Pannosae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 523, 562.
Лектотип: *C. pannosa* C. Winkl. — Виды: *C. pannosa* C. Winkl., *C. franchetii* C. Winkl., *C. pannosiformis* Tschern., *C. caespitosa* C. Winkl.
Ser. 2. *Auriculatae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 522, 562.
Тип: *C. semidecurrens* C. Winkl. — Виды: *C. semidecurrens* C. Winkl.
Sect. 26. *Homalochaete* C. Winkl. 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 2 : 200, p. p.
Лектотип: *C. corymbosa* C. Winkl. — Виды: *C. leptacma* Tschern., *C. litwinowii* Kult. ex Juz., *C. amoena* C. Winkl., *C. campyloraphis* Tschern., *C. proxima* Juz., *C. subcandicans* Tschern., *C. candicans* Juz., *C. podophylla* Tschern., *C. leptocladoides* Tschern., *C. gnezdilloi* Tschern., *C. leptoclada* Kult., *C. hoplophylla* Tschern., *C. corymbosa* C. Winkl., *C. coerulea* Kult. ex Tschern.
Sect. 27. *Lopholepis* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 82.
Тип: *C. rigida* Kult. — Виды: *C. rigida* Kult., *C. mindschelkensis* B. Fedtsch., *C. gomolitzkii* Juz. ex Tschern.
Sect. 28. *Stenoloma* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 547.
Лектотип: *C. komarowii* (O. Kuntze) C. Winkl.
Ser. 1. *Komarowianae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.
Тип: *C. komarowii* (O. Kuntze) C. Winkl. — Виды: *C. komarowii* (O. Kuntze) C. Winkl., *C. stenophylla* Kult.
Ser. 2. *Alaicae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.
Тип: *C. alaica* Juz. ex Tschern. — Виды: *C. alaica* Juz. ex Tschern., *C. fallax* C. Winkl.
Ser. 3. *Baranovianae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.
Тип: *C. baranovii* Juz. ex Tschern. — Монотипный ряд.
Sect. 29. *Kuekenthalia* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 548.
Лектотип: *C. kuekenthalii* Bornm.
Ser. 1. *Neglectae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 514, 548.

Л е к т о т и п: *C. neglecta* Juz. — Виды: *C. kuekenthalii* Bornm., *C. neglecta* Juz., *C. dissectifolia* Kult., *C. decurrentifolia* Juz. ex Tschern., *C. grisea* Kult.

Ser. 2. *Ulotomae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 513, 548.

Т и п: *C. ulotoma* Bornm. — Монотипный ряд.

Sect. 30. *Lasiandrae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 40.

Л е к т о т и п: *C. lasiandra* Bunge. — Виды: *C. aitchisonii* C. Winkl.

Sect. 31. *Cynaroideae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 47, p. max. p.

Л е к т о т и п: *C. cynaroides* (Bieb.) C. A. Mey. — Виды: *C. onopordioides* Ledeb., *C. albicaulis* Boiss. et Buhse, *C. cynaroides* (Bieb.) C. A. Mey., *C. lyrata* Bunge, *C. macrocephala* C. A. Mey., *C. purpurea* C. A. Mey., *C. beckeri* Trautv.

Sect. 32. *Platyacanthae* Rech. f. 1972, Fl. Iran., 90 : 75.

Т и п: *C. platyacantha* Bunge. — Виды: *C. freynii* Bornm. et Sint., *C. leucantha* Bornm. et Sint.

Sect. 33. *Kopetdagia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 84.

Т и п: *C. smirnowii* Trautv. — Монотипная секция.

Sect. 34. *Helianthae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 39.

Т и п: *C. heliantha* Bunge. — Виды: *C. sprygini* Kult.

Sect. 35. *Dichotomae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 8, p. max. p.

Л е к т о т и п: *C. dichotoma* Bunge. — Виды: *C. dichotoma* Bunge, *C. erectispina* Tschern., *C. polytimetica* Tschern., *C. patentispina* Tschern., *C. sulvicola* Bunge, *C. bungeana* Regel et Schmalh., *C. pusilla* C. Winkl., *C. orthacantha* Tschern., *C. tedshenica* Tschern., *C. murgabica* Tschern., *C. angusticeps* Juz., *C. eugenii* Kult., *C. tscherneviae* Berdyev.

Sect. 36. *Macropterae* Takht. 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер. 2 : 189.

Т и п: *C. macroptera* C. A. Mey. — Виды: *C. macroptera* C. A. Mey.

Sect. 37. *Xiphiolepides* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 38, p. p.

Л е к т о т и п: *C. xiphiolepis* Boiss. — Виды: *C. pterocaulos* (C. A. Mey.) Rech. f.

Sect. 38. *Microcarpae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 43, p. p.

Л е к т о т и п: *C. microcarpa* Boiss.

Ser. 1. *Pulchellae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 514, 560.

Л е к т о т и п: *C. pulchella* Bunge. — Виды: *C. sewerzowii* Regel, *C. leiocephala* (Regel) Juz., *C. pulchella* Bunge.

Ser. 2. *Arachnoideae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 515, 560.

Л е к т о т и п: *C. arachnoidea* Fisch. et Mey. — Виды: *C. microcarpa* Boiss., *C. arachnoidea* Fisch. et Mey., *C. ninae* Juz.

Ser. 3. *Platylepides* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 515, 561.

Т и п: *C. platylepis* Schrenk. — Виды: *C. platylepis* Schrenk, *C. ortholepis* Juz. ex Tschern.

Sect. 39. *Oligoclados* Tschern. 1988. Бот. журн. 73, 4 : 596.

Т и п: *C. pauciramosa* Kult. — Монотипная секция.

Sect. 40. *Regelianae* (Juz.) Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Т и п: *C. regelii* C. Winkl. — Виды: *C. regelii* C. Winkl., *C. botschantzevii* Juz. ex Tschern.

Sect. 41. *Coronophora* (Juz.) Rech. f. 1972, Fl. Iran., 90 : 127, p. p.

Л е к т о т и п: *C. radians* Bunge. — Виды: *C. radians* Bunge, *C. coronata* Franch., *C. pulchra* C. Winkl., *C. alpestris* (Bornm.) Juz., *C. mulgediifolia* Bornm., *C. leptocampyla* Bornm.

Sect. 42. *Jurineopsis* (Juz.) Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 86.

Лектотип: *C. hastifolia* C. Winkl. — Виды: *C. krauseana* Regel et Schmalh., *C. submutica* Franch., *C. tamarae* Juz., *C. omphalodes* Tschern., *C. dubia* M. Pop., *C. kokanica* Regel et Schmalh., *C. hastifolia* C. Winkl., *C. transiliensis* Juz., *C. waldheimiana* Bornm., *C. margaritae* Kult., *C. jassyensis* C. Winkl.

Sect. 43. *Carduncellus* (Juz.) Rech. f. 1972, Fl. Iran., 90 : 263.

Лектотип: *C. buphtalmoides* Regel.

Ser. 1. *Ecoronatae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Тип: *C. buphtalmoides* Regel. — Виды: *C. alpina* Bunge, *C. carduncelloidea* Regel et Schmalh., *C. outichaschensis* Franch., *C. knorringiae* Bornm., *C. buphtalmoides* Regel, *C. hilariae* Kult., *C. rava* C. Winkl., *C. fetissowii* C. Winkl., *C. schischkinii* Juz., *C. speciosa* C. Winkl., *C. ovczinnikovii* Tschern., *C. peduncularis* Juz. ex Tschern., *C. batalinii* C. Winkl., *C. calva* Juz., *C. oxytoma* Rech. f., *C. ferruginea* Kult., *C. darwasica* C. Winkl.

Ser. 2. *Coronatae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Тип: *C. schtschurowskiana* Regel et Schmalh. — Виды: *C. schtschurowskiana* Regel et Schmalh., *C. pseudodshisakensis* Tschern. et Vved., *C. rotundifolia* C. Winkl., *C. grigoriewii* Juz., *C. stellaris* Bornm., *C. gulczensis* Kult., *C. praestans* Tschern. et Vved., *C. strobilocephala* Tschern. et Vved., *C. rosea* Kult., *C. rhodantha* Kult., *C. tianschanica* Kult., *C. mogoltavica* Tschern. et Vved., *C. butkovii* Tschern. et Vved., *C. dshisakensis* Kult., *C. princeps* Franch., *C. laniceps* (Bornm.) Juz., *C. dimoana* Kult.

Sect. 44. *Leiacanthos* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Тип: *C. centauroides* Fisch. et Mey. ex Bunge.

Ser. 1. *Costatae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Тип: *C. centauroides* Fisch. et Mey. ex Bunge. — Виды: *C. centauroides* Fisch. et Mey. ex Bunge, *C. divaricata* C. Winkl.

Ser. 2. *Ecostatae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 596.

Тип: *C. triceps* Kult. — Виды: *C. triceps* Kult., *C. glabriseta* Kult.

Sect. 45. *Subappendiculatae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 597.

Тип: *C. simulatrix* C. Winkl. — Виды: *C. ferganensis* Bornm., *C. subappendiculata* Kult., *C. simulatrix* C. Winkl., *C. vvedenskyi* Tschern.

Sect. 46. *Microcousinia* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 86.

Тип: *C. prolifera* Jaub. et Spach. — Монотипная секция.

Sect. 47. *Tenellae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 8.

Тип: *C. tenella* Fisch. et Mey. — Монотипная секция.

Sect. 48. *Glaphyrocephalae* Tschern. 1962, Бот. мат. (Ташкент), 17 : 87.

Тип: *C. glaphyrocephala* Juz. ex Tschern. — Монотипная секция.

Sect. 49. *Racemosae* Rech. f. 1972, Fl. Iran., 90 : 132.

Тип: *C. racemosa* Boiss. — Виды: *C. magnifica* Juz., *C. lanata* C. Winkl., *C. pseudolanata* M. Pop. ex Tschern.

Sect. 50. *Alpinae* Bunge, 1865, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2 : 45, p. max. p.

Лектотип: *C. verticillaris* Bunge.

Ser. 1. *Leiospermae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 597.

Тип: *C. verticillaris* Bunge. — Виды: *C. laetevirens* C. Winkl., *C. verticillaris* Bunge, *C. eriotricha* Juz., *C. bonvalotii* Franch., *C. allolepis* Tschern. et Vved., *C. newesskiana* C. Winkl., *C. trichophora* Kult., *C. sarawschanica* C. Winkl., *C. semilacera* Juz., *C. sororia* Juz., *C. abbreviata* Tschern.

Ser. 2. *Pterospermae* Tschern. 1988, Бот. журн. 73, 4 : 597.

Тип: *C. rubiginosa* Kult. — Виды: *C. adenophora* Juz., *C. splendida* C. Winkl., *C. xanthina* Bornm., *C. trachyphylla* Juz., *C. chrysantha* Kult., *C. aspera* (Kult.)

Karmyscheva, *C. schapsaica* Karmyscheva, *C. stephanophora* C. Winkl., *C. ramulosa* Rech. f., *C. acrodroma* Tschern., *C. rubiginosa* Kult., *C. schugnanica* Juz., *C. multiloba* DC., *C. ceratophora* Kult.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1987.

УДК 582 : 001.4

Бот. журн., т. 73, № 6

Ц. Д. Кокая

КОНСПЕКТ РОДА *CITRUS* (*RUTACEAE*)

TS. D. KOKAJA. A SYNOPSIS OF THE GENUS *CITRUS* (*RUTACEAE*)

Предлагается классификация рода *Citrus*, включающая 28 видов, относящихся к 2 подродам и 6 секциям. Приводится дихотомический ключ для определения подродов, секций, подсекций и видов, дается перечень видов рода *Citrus* со ссылкой на их распространение, первоисточники и основные крупные работы ботаников-цитрологов.

Род *Citrus* L. объединяет виды деревьев и кустарников с неопадающими, редуцированными до одного листочка сложными листьями и часто колючками в пазухах листьев. Плод — многогнездная ягода (гесперидий) со специфичным для отдельных видов ароматом; семена с одним или многочисленными зародышами.

Систематика рода *Citrus*, по признанию многих ботаников, является весьма сложной (Кожин, 1931; Hume, 1935; Лусс, 1947; Hodgson, 1965). Наиболее полное изучение этого рода было осуществлено W. Swingle, T. Tanaka и А. И. Луссом. За прошедшие годы появился ряд работ, в которых высказаны противоречивые точки зрения в отношении видовой самостоятельности отдельных представителей этого рода (Hodgson, 1937; Battacharya, Dytta, 1956, и др.).

Сопоставляя и анализируя все наиболее основательно разработанные системы рода *Citrus*, мы обнаружили общий недостаток — все они базируются преимущественно на морфологических признаках вегетативных органов. Считаем, что при разработке системы рода необходимо более широко использовать признаки плода.

Подавляющее большинство видов этого рода — культурные растения, обладающие способностью к межвидовой гибридизации. С древних времен их возделывали ради плодов и размножали до последнего времени только семенами. Селекционеры, работая с представителями этого рода, широко использовали искусственный отбор не по признакам вегетативных органов (которые для селекционеров безразличны), а по особенностям плодов. Между тем все наиболее обстоятельные системы этого рода были разработаны в основном по гербарным материалам, в которых плодов, как правило, не было.

Отсутствие единого мнения по составу видов рода *Citrus* и накопившийся к настоящему времени по данному роду новый обширный материал в результате всестороннего изучения мировой коллекции цитрусовых на Сухумской опытной станции субтропических культур Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) вызвали необходимость заново пересмотреть трактовку отдельных видов и их положение в системе рода и, таким образом, подойти к критической переработке рода *Citrus*.

При изучении представителей рода *Citrus* мы применяли морфолого-географический метод исследования. Генетические особенности видовых комплексов выявляли экспериментальным путем, изучая их способности повторять свой тип при нормальном половом воспроизведении.

При разработке системы мы приняли во внимание следующие признаки: особенности кроны и побегов; величина, форма, окраска, опушение листьев, окрыленность черешков; форма, величина, окраска, опушение органов цветка, расположение цветков; величина, форма, окраска плодов, толщина кожуры, ее отделяемость, толщина дольковых пленок, консистенция плода, форма и величина соковых мешочков, их отделяемость; величина, форма, окраска семян, семядолей, халазы, моно- и полиэмбриония семян и др.

В процессе разработки системы рода *Citrus* мы использовали данные систематиков (Tanaka, 1927—1961; Swingle, 1946; Battacharya, Dytta, 1956; Hodgson, 1965), работы по физиологии, цитологии, анатомии и селекции цитрусовых (Лапин, 1938; Алексеев, 1955; Анели, 1960; Колелишвили, 1963; Сулакадзе, 1967; Майсурадзе, 1971; Елисеев, 1977; Чанишвили, 1979; Кокая, 1981, и др.).

В результате проведенного нами кариологического исследования видов рода *Citrus*, имеющихся в живой коллекции ВИРа, и обобщения литературных данных установлено, что все они являются диплоидами с одним и тем же числом хромосом (2n=18).

Изучение комплекса признаков подавляющего числа видов цитрусовых, сосредоточенных в мировой коллекции Сухумской опытной станции субтропических культур ВИРа, а также литературы, гербарных материалов ВИРа, Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, США (U. S. Dept. Agr. Greenhouse, Washington, D. C.), Франции (Herb. Mus. Paris) и типовых образцов позволило нам внести изменения в классификацию рода *Citrus*. Мы выявили четкие диагностические признаки таксонов, на основании которых составлен ключ для их определения. По сравнению с классификацией W. Swingle, которая включает 16 видов рода, число видов в нашей системе увеличено до 28. Род разделяется в ней на 2 подрода: *Papeda* (Hassk.) Swingle и *Citrus*. Подрод *Papeda* представлен одной секцией — *Papeda* Tanaka, включающей ряд дикорастущих видов цитрусов, из которых многие встречаются в девственных лесах на юге Лусона (Филиппины), *C. hystrix* DC., *C. macroptera* Montr., *C. celebica* Koord. К этой секции отнесены нами также виды *C. latipes* Tanaka, *C. ichangensis* Swingle, занимающие по своим признакам промежуточное положение между подродом *Citrus* и *Papeda*. Цветки их схожи с цветками представителей секции *Citrus*, а листья — с листьями видов секции *Papeda*. Подрод *Citrus* представлен 5 секциями и 2 подсекциями. Секция *Osmocitrus* делится на 2 подсекции — *Osmocitrus*, *Juko* — и представлена 5 видами. Секция *Acrumen* связана с секцией *Osmocitrus* видом *C. austera* DC., переходным от юносов к мандаринам и, вероятно, являющимся ступенью эволюции к настоящим крупноплодным мандаринам. Она представлена 8 видами. Далее следуют секции *Aurantium* (2 вида), *Citrus* (6) и *Cephalocitrus* (2).

В целом система рода *Citrus* представляется нам в следующем виде.

Род *Citrus* L.

Subgen. 1. *Papeda* (Hassk.) Swingle
Sect. 1. *Papeda* (Hassk.) Tanaka
C. hystrix DC.
C. macroptera Montr.
C. celebica Koord.
C. latipes Tanaka
C. ichangensis Swingle

Subgen. 2. *Citris* (L.) Kokaja
Sect. 2. *Osmocitrus* Tanaka
Subsect. 2. *Osmocitrus* (Tanaka) Kokaja
C. junos (Sieb.) Tanaka
C. wilsonii Tanaka
C. kinosu Kokaja
C. sechen Kokaja

Subsect. 2. *Juko* Kokaja
C. juko Kokaja
Sect. 3. *Acrumen* Tanaka
C. reticulata Blanco
C. austera DC.
C. leiocarpa Tanaka
C. tachibana (Mak) Tanaka
C. indica Tanaka
C. delisiosa Ten.
C. nobilis Lour.
C. unshiu Marc.
Sect. 4. *Aurantium* Tanaka
C. aurantium L.
C. sinensis Osbeck
Sect. 5. *Citrus* (L.) Kokaja
C. medica L.,
C. aurantifolia (Christm.) Swingle
C. limon (L.) Burm. f.
C. jambhiri Lush
C. limetta Risso
C. limonia Osbeck
Sect. 6. *Cephalocitrus* Tanaka
C. grandis Osbeck
C. paradisi Macf.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ, СЕКЦИЙ, ПОДСЕКЦИЙ И ВИДОВ РОДА *CITRUS*

1. Черешки листьев не шире $^1/_2$ пластинки листа, иногда равные ей или же шире ее. В соковых мешочках мякоти содержатся многочисленные капельки едкого масла. Цветки мелкие, 1—2 см в диам., тычинки свободные. Плоды несъедобные . . . . подрод *Papeda* Swingle, секция *Papeda* Tanaka . . . . . 2.

+ Черешки листьев по ширине почти равны $^3/_4$ пластинки листа; соковые мешочки, как правило, без капелек едкого масла. Цветки большей частью крупные, 2.0—7.0 см в диам., душистые, тычинки собраны пучками или сросшиеся в трубку. Плоды съедобные . . подрод *Citrus* . . . 6.

2. Листья 15—20 см дл. и 4.5—6.5 см шир. . . . . . . 2. *C. macroptera*.

+ Листья до 12 см дл., 2.5—4.5 и реже до 6.0 см шир., но тогда черешки по размеру у́же пластинки листа . . . . 3.

3. Листья большей частью городчатые . . . . 4.

+ Листья цельнокрайные . . . . 5.

4. Листья 4.5—5.3 см дл. и 2.5—3.5 см шир. Долек в плодах 17—20 . . . . 3. *C. celebica*.

+ Листья 8—12 см дл. и 4.5 см шир. Долек в плодах 10—14 . . . . 4. *C. hystrix*.

5. Листья эллиптические с вытянутой верхушкой. Черешки почти равны по длине и ширине пластинке листа. Цветки 3.0—3.5 см в диам. . . . . 5. *C. ichangensis*.

+ Листья яйцевидные. Черешки крупнее пластинки листа. Цветки 1.5—2.0 см в диам. 4. *C. latipes*.

6. Цветки часто с недоразвитыми пестиками; плоды на верхушке всегда с сосковидным выступом. Листья бледно-зеленые . . . . секция *Citrus* . . . . 7.

+ Цветки с развитыми пестиками; плоды без сосковидного выступа на верхушке, а если с последним, то тогда плоды округло-плоские; листья зеленые . . . . 12.

7. Листья в месте перехода в черешок имеют сочленения; кожура плода 0.1—0.4 см толщ. . . . . 8.

+ Листья в месте перехода в черешок сочленения не имеют; кожура плода 2.0—3.5 см толщ. . . . . 21. *C. medica*.

8. Цветки крупные, 4.5—5.0 см в диам.; плоды желтые, реже оранжевые, но тогда кожура сильношероховатая . . . . 9.

+ Цветки большей частью мелкие, до 3.5 см в диам.; плоды зеленовато-желтые или оранжево-красные, а если желтые, то плоды 4—6 (7) см дл., 4—5 мм в диам. . . . . 10.

9. Плоды эллипсоидальные, слабошероховатые или почти гладкие, кожура средней толщины (3—4 мм) . . . . 23. *C. limon.*
\+ Плоды почти круглые, кожура толще, грубошероховатая, несколько бугристая . . . . 24. *C. jambhiri.*
10. Плоды желтые, до 7 см дл., шероховатые . . . . . . 25. *C. limetta.*
\+ Плоды оранжево-красные или зеленовато-желтые, размером 4.0—10.5 см дл. и 3.6—6.5 см в диам. . . . . 11.
11. Плоды оранжево-красные; лепестки с наружной поверхности с антоциановой окраской . . . . 26. *C. limonia.*
\+ Плоды зеленовато-желтые; лепестки с наружной поверхности белые и лишь в бутонах с антоциановой окраской . . . . . 22. *C. aurantifolia.*
12. Цветки крупные, 5.5—7.0 см в диам., черешки ширококрылатые, почти сердцевидные или несердцевидные . . . . секция *Cephalocitrus* Tanaka . . . . 13.
\+ Цветки мельче, 1.6—4.5 см в диам., черешки окаймленные, реже удлиненно-сердцевидные; в последнем случае кожура плода легко отделяется . . . . 14.
13. Черешки почти сердцевидные; семена однозародышевые; плоды крупные, 12—18 см в диам., соковые мешочки легко отделяются друг от друга . . . . 27. *C. grandis.*
\+ Черешки несердцевидные; семена многозародышевые; плоды до 12 см в диам., соковые мешочки сцеплены между собой . . . . . 28. *C. paradisi.*
14. Кожура отделяется с трудом от мякоти; плоды шаровидные, с плотной и толстой кожурой, до 0.6 см толщ., дольки плода разделяются с трудом . . . . секция *Aurantium* Tanaka . . 15.
\+ Кожура легко отделяется от мякоти; плоды приплюснуто-шаровидные, с рыхлой и б. м. тонкой кожурой, 0.2—0.4 см толщ.; дольки плода легко отделяются друг от друга . . . . 16.
15. Черешки с узким крылом, 1.5—1.8 см дл., 0.3—0.6 см в диам.; плоды гладкие, оранжевые . . . . 20. *C. sinensis.*
\+ Черешки с широким крылом, 1.5—2.0 см дл., 0.6—1.0 см диам.; плоды шероховатые, красновато-оранжевые . . . . 19. *C. aurantium.*
16. Листья широкоэллиптические, очень редко ланцетные; семена немногочисленные (2—5), семядоли и зародыши зеленоватые . . . . секция *Acrumen* Tanaka . . . . 17.
\+ Листья эллиптические или ланцетные; семена многочисленные (5—40); семядоли и зародыши белые . . . . секция *Osmocitrus* Tanaka . . . . 24.
17. Листья 3.5—5.0 см дл., 1.4—2.5 см шир. . . . . 18.
\+ Листья 8.4—12.8 см дл., 3.4—5.6 см шир. . . . . 19.
18. Плоды совершенно плоские, не более 2 см дл.; листья эллиптические, 5.0—6.0 см дл., 2.5—3.5 см шир. . . . . 12. *C. leiocarpa.*
\+ Плоды уплощенно-шаровидные, 4—5 см в диам.; листья ланцетные, 6.0—7.0 см дл., 2.0—3.0 см шир. . . . . 16. *C. delisiosa.*
19. Плоды до 3 см в диам.; цветки до 2 см в диам. . . . . 20.
\+ Плоды 5—10 см в диам.; цветки 2.5—3.8 см в диам., а если 1.6—2.5 см в диам., то листья узколанцетные . . . . 21.
20. Листья яйцевидно-эллиптические; плоды с желтой плотной кожурой; цветки 1.0—1.5 см в диам. . . . . 13. *C. tachibana.*
\+ Листья продолговатые или ланцетные; плоды с красноватой тонкой кожурой; цветки мельче . . . . 14. *C. indica.*
21. Плоды 8—10 см в диам., с кожурой 0.5—0.6 см толщ.; цветки 3.4—3.8 см в диам. . . . . 17. *C. nobilis.*
\+ Плоды 5—7 см в диам., с кожурой 0.2—0.4 см толщ.; цветки 1.6—3.0 см в диам. . . . . 22.

22. Листья узколанцетные; кожура плодов изнутри сетчато-волокнистая . . . . 15. *C. reticulata.*
\+ Листья широколанцетные или эллиптические; кожура плодов изнутри несетчато-волокнистая . . . . 23.
23. Листья широколанцетные или ланцетно-эллиптические; цветки 2.5 см в диам.; семян до 9 . . . . 11. *C. austera.*
\+ Листья овальные, по краю крупногородчатые; цветки 3 см в диам.; семена не развиваются . . . . 18. *C. unshiu.*
24. Цветки 2.5—3.5 см в диам.; плоды шаровидные или уплощенно-шаровидные, с рыхлой кожурой . . подсекция *Osmocitrus* . . . . 25.
\+ Цветки 3.8—4.0 см в диам.; плоды широкогрушевидные, с плотной кожурой, лимонно-желтые . . . . . подсекция *Juko* . . . . 10. *C. juko.*
25. Листья широколанцетные; плоды около 5 см в диам.; красновато-оранжевые или почти красноватые . . . . 8. *C. kinosu.*
\+ Листья эллиптические или эллиптически-ромбовидные; плоды 7.0—9.0 см в диам. . . . . 26.
26. Листья эллиптически-ромбовидные, по краю зубчатые; черешки с широким крылом, 1.1—1.4 см шир.; плоды на верхушке с чалмовидным выступом . . . . 6. *C. junos.*
\+ Листья эллиптические, цельнокрайные, черешки с более узким крылом; плоды без чалмовидного выступа . . . . 27.
27. Черешки с очень узким крылом; плоды на вершине грубоморщинистые, с рыхлой кожурой . . . . 9. *C. sechen.*
\+ Черешки с хорошо выраженным крылом; плоды бороздчатые, с довольно плотной кожурой . . . . 7. *C. wisonii.*

Citrus L. 1753, Sp. Pl.: 401. — *Citrophorum* Neck, 1790, Elem. Bot. 1 : 401. — *Sarcodactylis* Gaertn. f. 1805, Fruct. et Sem. 3 : 39. — *Papeda* Hassk. 1842, Flora (Regensb.) 25, 3 : 42.

Typus: *C. medica* L.

Subgen 1. *Papeda* (Hassk.) Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 423; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 80; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 76 : 121. — *Papeda* Hassk. 1842, Flora (Regensb.) 25, 3 : 42. — *Archicitrus* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 11.

Typus: *C. hystrix* DC.

Sect. 1. *Papeda* (Hassk.) Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 11; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР: 55; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 76 : 121. — *Eupapeda* Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 423. — *Papedocitrus* Swingle, 1948, l. c. 1 : 425; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam: 80.

Typus: *C. hystrix* DC.

1. *C. hystrix* DC., 1813, Cat. Hort. Monsp. n° 74 : 97; id. 1824, Prodr. 1 : 539; Tanaka, 1929, Stud. Citrolog. 3, 1 : 32; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 442; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 42; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 330; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 76 : 121. — *Papeda rumphii* Hassk., 1842, Flora (Regensb.) 25, 3 : 43. — *C. torosa* Blanco, 1837, Fl. Philip. : 887. — *C. papeda* Miq. 1859, Fl. Nederl. Ind. 1 : 49.

В дикорастущем состоянии произрастает на Никобарских островах, в Шри-Ланке, Бирме, на п-ове Малакка, Филиппинах.

2. *C. macroptera* Montr. 1860, Mem. Acad. Lyon Coll. Sci. 10 : 187; Tanaka, 1933, *Citrus* Stud. : 131, fig. 106; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 55; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 436; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 84; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 330; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел 76 : 122. — *C. papuana* Bail. 1903, Contr. Fl. Brit.

New Guinea, 3 : 3. — *C. aurantium* subsp. *saponacea* Safford, 1905, Contr. U. S. Nat. Herb. 1 : 226.

В дикорастущем состоянии произрастает на Филиппинах (о. Лусон), в Новой Гвинее, на островах архипелага Бисмарка, в Новой Каледонии, Фиджи, Самоа, Гуама и ряде других островов Полинезии.

3. *C. celebica* Koord. 1898, Mededeel. Lands Pl. 19 : 639; id. 1922, Suppl. Fl. Celebes, 2 : 19; 3 : 10; Tanaka, 1930, Stud. Citrolog. 4, 1 : 11; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 434; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122.

В дикорастущем состоянии произрастает на крайнем северо-востоке Сулавеси (о. Целебес), в девственных лесах Каровы и на Филиппинах (о. Лусон).

4. *C. latipes* (Swingle) Tanaka, 1928, Stud. Citrol. 2 : 155; id. 1933, *Citrus* Stud. : 79, fig. 72; Лусс, Цитрусовые культуры в СССР : 55; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 430; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 81; Hodgson, 1956, Madras Agr. J. 4 : 330; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122. — *C. ichangensis* subsp. *latipes* Swingle, 1913, J. Agr. Res. 1 : 12.

В дикорастущем состоянии растет на северо-востоке Индии (горы Кхаси) и в северной Бирме. В СССР имеется только в коллекции Сухумской опытной станции субтропических культур ВИРа.

5. *C. ichangensis* Swingle, 1913, J. Agr. Res. 1 : 4; Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 17; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 55; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 80; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 330; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122.

В дикорастущем состоянии встречается в Центральном и Юго-Западном Китае (провинции Юнъань, Сычуань). В СССР имеется в коллекциях научных учреждений.

Subgen. 2. *Citrus* (L.) Kokaja, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122. — Subgen. *Eucitrus* (Engl.) Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 395; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 12. — Sect. *Eucitrus* Engl. 1896, Nat. Pflanzenf. 3, 4 : 117. — Subgen. *Metacitrus* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 11. Typus: *C. medica* L.

Sect. 2. *Osmocitrus* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 13; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 43; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122. Typus: *C. junos* (Sieb.) Tanaka.

Subsect. 1. *Osmocitrus* (Tanaka) Kokaja, Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122.

6. *C. junos* (Sieb.) Tanaka, 1922, J. Hered. 13 : 243; Hu, 1930, Nogyo oyobi engei, 5 : 1637, fig. 34—37; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 55; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 80; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 331; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122. — *C. medica* var. *junos* (Sieb.) Swingle, 1913, J. Agr. Res. 1 : 10.

Распространен на севере Центрального Китая, в Синьцзян-Уйгурском авт. районе, пров. Гансу (Нинся-Хуэйский авт. район) и в провинциях Юго-Западного Китая (на высоте 610—1372 м над ур. м.). В Японии широко разводится как заменитель лимона и лайма и в качестве подвоя для мандарина уншиу. В СССР имеется в коллекциях научных учреждений, используется как исходный материал в гибридизации.

7. *C. wilsonii* Tanaka, 1932, Bot. Discov. Citr. China, 1, 2 : 37; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122. — *C. grandis* var. *shangyuan* Hu, 1931, Calif. Citrograph, 16 : 544, fig. 18.

Распространен в культуре в Китае (бассейн нижней Янцзы), в провинциях Хубэй, Аньхой, Цзянсу. Разводится изредка. В СССР имеется в коллекциях научных учреждений.

8. *C. kinosu* Kokaja, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 78 : 99.

Широко распространен на южных островах Японии (архипелаг Рюкю, Сикоку), на западе Центрального Китая, в Восточных Гималаях. В СССР имеется

в коллекции Сухумской опытной станции ВИРа. Используется для гибридизации.

9. *C. sechen* Kokaja, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 78 : 100.

Распространен в Восточных Гималаях и на западе Центрального Китая. В СССР имеется в коллекции Сухумской опытной станции ВИРа. Используется в гибридизации.

Subsect. 2. *Juko* Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 122—123.

Typus: *C. juko* Kokaja.

10. *C. juko* Kokaja, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 78 : 95; *C. juko* Tanaka, 1935, Stud. Citrol. 7 : 10, nom. nud.

Распространен в Восточных Гималаях, на западе Центрального Китая и преимущественно на южных островах Японии (Кюсю, Сикоку). В СССР имеется в коллекциях научных учреждений, в колхозах и совхозах влажных субтропиков. Широко используется для гибридизации.

Sect. 3. *Acrumen* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 13; Gall. 1811, Traite *Citrus* : 25. — Sect. *Mandarine* Luss, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 48, descr. ross; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123.

Typus: *C. reticulata* Blanco.

11. *C. austera* DC. 1813, Prodr. 97 : 824; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123. — *C. reticulata* var. *austera* (DC.) Swingle, 1942, J. Wash. Acad. Sci. 32 : 25.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Распространен в Китае (провинция Гуандун) и странах Индокитайского п-ова.

12. *C. leiocarpa* Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 13; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 57; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123. — *C. coji* Marc. 1921, Изв. Сочинской обл. и Сухум. сад. и с.-х. оп. ст. 2 : 5.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Является древнейшей цитрусовой культурой юга Китая. Широко разводится в Японии (острова Кюсю и Сикоку). В СССР имеется в коллекциях научных учреждений. Используется для гибридизации.

13. *C. tachibana* (Mak.) Tanaka, 1924, Bul. Sci. Imp. Univ. 1, 1 : 31; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 421; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 57; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123. — *C. aurantium* var. *tachibana* Mak. 1896, Nihon Engei-Kwai Zassh. 72 : 2. — *C. nobilis* var. *spontanea* Tokutaro, 1900, J. Col. Sci. Univ. Tokyo, 12 : 361.

В дикорастущем состоянии встречается на южных островах Японии и на о. Тайвань.

14. *C. indica* Tanaka, 1928, Stud. Citrol. 2 : 164; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 419; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 56; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 331; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123.

В дикорастущем состоянии произрастает в Восточных Гималаях и в Ассаме (горы Кхаси).

15. *C. reticulata* Blanco, 1837, Fl. Philip. : 610; Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 18; Swingle, 1946, *Citrus* Industry, 1 : 413; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 46; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 331; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123. — *C. nobilis* auct. non Lour. : Andrews, 1809, Bot. Report. 9 : 608. — *C. nobilis* var. *genuina* Tanaka, 1912, Bot. Mag. Tokyo, 26 : 204.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Распространен на Филиппинах и в других странах тропической Азии, Китае и Японии. В СССР имеется в коллекциях научных учреждений. Используется для гибридизации.

16. *C. deliciosa* Ten. 1840, Ind. Sem. Hort. Bot. Naples : 9; Маркович, 1921, Изв. Сочинской обл. и Сухум. сад. и с.-х. оп. ст. 2 : 5; Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 18; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56;

Hodgson 1965, Madras Agr. J. 4 : 331; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Широко разводится в Италии (на островах Сицилия, Сардиния, Корсика), на о-ве Мальта и в Египте. В СССР встречается в коллекциях научных учреждений.

17. *C. nobilis* Lour. 1790, Fl. Cochinch. 1 : 226; Маркович, 1921, Изв. Сочинской обл. и Сухум. сад. и с.-х. оп. ст. 2 : 5; Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 14; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 50; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 56; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 329; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 123.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Распространен в Южном Вьетнаме и Китае. В СССР встречается в коллекциях научных учреждений.

18. *C. unshiu* (Tanaka) Marc., 1921, Изв. Сочинской обл. и Сухум. сад. и с.-х. оп. ст. 2 : 5; Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 14; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 50; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 329; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — *C. nobilis* var. *unshiu* Swingle, 1914, Stand. Cycl. Hort. 11 : 784. — *C. nobilis* Miq. 1865—66, An. Mus. Lugd. Bat. 11 : 83. — *C. aurantium* L. subsp. *keonla* Engl. 1896, Nat. Pflanzenfam. 3, 4 : 199.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Широко культивируется в Японии, Китае, во влажных субтропиках СССР.

Sect. 4. *Aurantium* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 12; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124.

Typus: *C. aurantium* L.

19. *C. aurantium* L. 1753, Sp. Pl. : 782; Tanaka, 1928, Bul. Soc. Bot. Fr., ser. 4, 7 : 708; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 402; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 60; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 325; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — *C. fusca* Lour. 1790, Fl. Cochinch. 2 : 467. — *C. vulgaris* Risso, 1813, Hist. Nat. Orang. 20 : 212. — *C. bigaradia* var. *myrtifolia* Risso et Poit. 1818, Hist. Nat. Orang. : 50. — *C. karna* Raf. 1838, Sylva Tellur. : 141.

В дикорастущем состоянии произрастает в Гималаях, довольно широко разводится на равнинах и в предгорьях Северо-Восточной Индии, в странах Юго-Восточной Азии, где служит основным подвоем для апельсина. В СССР представлен в коллекциях научных учреждений.

20. *C. sinensis* (L.) Osbeck, 1765, Reise Ostind. China : 250; Swingle, 1893, Proc. Hort. Soc. 6 : 111; Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 15; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 48; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 58; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 327; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — *C. aurantium* var. *vulgare* Risso et Poit. 1818—1822, Hist. Nat. Orang. : 33. — *C. aurantium* var. dulce Hayne, 1830, Arzn. Gew. 11 : 28. — *C. aurantium* auct. non L. : Lour. 1790, Fl. Cochinch. 2 : 466.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Основная плодовая культура всех субтропических и отчасти тропических областей земного шара (Индия, Южный Китай, Южная Америка).

Sect. 5. *Citrus* (L.) Kokaja, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — Sect. *Limonellus* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 14; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 55.

Typus: *C. medica* L.

21. *C. medica* L. 1753, Sp. Pl. : 782; Swingle, 1914, Bailey's Stand. Cycl. Hort. 2 : 779, fig. 971; Tanaka, 1922, J. Hered. 13 : 243; Swingle, 1946, *Citrus* Industry, 1 : 396; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 12; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 322; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — *C. tuberosa* Mill.

1768, Gard. Dict. Abridg. ed. 8. — *C. cedratus* Raf. 1838, Sylva Tellur. : 142. — *C. limonimedica* Lush. 1910, Ind. Forest, 36 : 329.

В древности широко возделывали в Западной Индии, Западной Азии и Средиземноморье. В настоящее время выращивают во многих странах, но на небольших площадях. В СССР представлен в коллекциях научных учреждений. Используется для гибридизации.

22. *C. aurantifolia* (Christm.) Swingle, 1913, J. Wash. Acad. Sci. 3 : 465; Bonavia, 1890, Cult. Orang. Ind. Alt. : 228; Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 11; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 55; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 39; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 324; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 124. — *Limonia aurantifolia* Christm. 1777, in L., Pflanzensyst. 1 : 618. — *C. acida* Roxb. 1832, Fl. Ind. 3 : 392. — *C. limonellus* Hassk. 1844, Cat. Pl. Horto Bot. Bogor. : 217. — *C. medica* var. *acida* (Roxb.) Hook. f. 1884, Curtis's Bot. Mag. 3, 40: n° 6745. — *Limonia acidissima* auct. non L.: Houtt. 1774, Linnaea, 2 (2) : 444.

В дикорастущем состоянии произрастает в Индии и распространен в культуре во многих субтропических и тропических странах. В СССР представлен в коллекциях научных учреждений.

23. *C. limon* (L.) Burm. f., 1768, Fl. Ind. : 173; Risso et Poit. 1818, Hist. Nat. Orang. : 70; Bonavia, 1888, Cult. Orang. Ind. Ceylon : 73; Tanaka, 1927, Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Sta. 1, 1 : 15; Swingle, 1948, *Citrus* Industry, 1 : 398; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 16; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125. — *C. medica* var. *limon* L., 1753, Sp. Pl. : 782. — *C. medica* var. *limonum* Hook. f. 1875, Fl. Brit. Ind. 1 : 515.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Широко культивируется в субтропиках мира.

24. *C. jambhiri* Lush. 1910, Ind. Forest, 36 (6—7) : 323; Bonavia, 1888, Cult. Orang. Ind. Ceylon : 60; Tanaka, 1930, Bul. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 : 157; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 8; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125.

Родина — Индия. Один из основных подвоев для лимона, довольно широко распространен во многих субтропических странах.

25. *C. limetta* Risso, 1813, Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 : 195; Tanaka, 1930, Bul. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 : 157; Hodgson, 1937, California Citrogr. 22 : 514; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 56; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 42; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125.

Распространен в Северо-Восточной Индии, Китае (провинции Хубэй). В СССР имеется в коллекции Сухумской опытной станции ВИРа.

26. *C. limonia* Osbeck, 1765, Reise Ostind. China : 250; Tanaka, 1925, Kyushu Imp. Univ. Dept. Agr. Bul. 1 : 106; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 330; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125. — *C. pseudolimonum* Wester, 1915, Philip. Agr. Rev. 8 : 10. — *C. limonoides* Hayata, 1919, Ic. Pl. Formos 8 : 14.

В дикорастущем состоянии произрастает в Гималаях, откуда он широко распространился по субтропическим и тропическим районам Азии. В Китай ввезен в период между 960—1279 гг. В СССР имеется в коллекциях научных учреждений.

Sect. *Cephalocitrus* Tanaka, 1930, Stud. Citrol. 4, 1 : 12; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125. — Subgen. *Cephalocitrus* (Tanaka) Luss, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 43.

Typus: *C. grandis* (L.) Osbeck.

27. *C. grandis* (L.) Osbeck, 1757, Dagbok Ostind. : 98; Tanaka, 1933, *Citrus* Stud. : 3; Swingle, 1946, *Citrus* Industry, 1 : 417; Лусс, 1947, Цитрусовые куль-

туры в СССР : 44; Battacharya et Dytta, 1956, Classific. *Citrus* Assam : 64; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 327; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125. — *C. aurantium* var. *grandis* L., 1753, Sp. Pl. : 783. — *C. aurantium* var. *decumana* L., 1763, Sp. Pl. ed. 2 : 1101. — *C. maxima* (Burm.) Merr. 1917, Rumphius' Herb. Amboin. 9 : 595.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Культивируется преимущественно в Южной, Юго-Восточной и отчасти в Восточной Азии. В СССР культивируется на ограниченных площадях на Черноморском побережье Кавказа.

28. *C. paradisi* Macf., 1830, Bot. Misc. Hook. 1 : 304; id. 1837, Fl. Jamaika, 1 : 13; Swingle, 1915, Bailey's Stand. Cycl. Hort. 3 : 1392; Tanaka, 1933, *Citrus* Stud. : 4; Лусс, 1947, Цитрусовые культуры в СССР : 43; Hodgson, 1965, Madras Agr. J. 4 : 328; Кокая, 1983, Тр. по прикл. бот. ген. сел. 76 : 125. — *C. decumana* var. *racemosa* Roem. 1846, Syn. monogr. 1 : 67. — *C. maxima* var. *uvacarpa* Merr. et Lee, 1924, Amer. J. Bot. 11 : 383.

В дикорастущем состоянии неизвестен. Культивируется всюду в субтропиках, особенно в США, Вест-Индии (Куба, Гаити, Ямайка), а также в Марокко, Алжире, Испании и на Кипре. В СССР выращивается на ограниченных площадях на Черноморском побережье Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. П. Цитрусовые культуры. — Бюл. ВНИИЧиСК, 1955, № 4, с. 38—76. — *Анели И. Л.* Материалы к филогении семейства Рутовых. — Сб. трудов Тбил. НИИ хим.-фарм. ин-та (ТНИФХИ), 1960, т. 9, с. 73—99. — *Елисеев В. А.* Особенности мейоза у межродовых гибридов Померанцевых. — Бюл. ВИР, 1977, вып. 68, с. 64—67. — *Колелишвили М. В.* Селекция лимона: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1963. 33 с. — *Кокая Ц. Д.* Юносы. Сухуми: Изд-во Сухум. бот. сада, 1981. 73 с. — *Лапин В. К.* К вопросу о гибридизации цитрусовых. — Сов. субтропики, 1938, № 7, с. 34—37. — *Майсурадзе Н. И.* Селекция цитрусовых. — В кн.: Генетические основые селекции растений. М.: Наука, 1971, с. 505—561. — *Сулакадзе Т. С.* Физиологические основы морозоустойчивости цитрусовых растений. Тбилиси: Мецниереба, 1967. 98 с. — *Чанишвили И. К.* Особенности строения эпидермиса листовой пластинки у *P. trifoliata* (L.) Raf. и их наследование в потомстве при гибридизации с культурными видами *Citrus* L. — Бюл. ВИР, 1979, вып. 68, с. 68—73. — *Battacharya S. C., Dytta S.* Classification of *Citrus* fruits of Assam. — Simla, 1956, p. 1—110. — *Engler A. Rutaceae.* — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 3. Leipzig, 1897, Abt. 4, 5, S. 195—201.— *Hodgson R. W.* The *Citrus* fruits of India. — California Citrogr., 1937, vol. 22, N 11, p. 513—515. — *Hodgson R. W.* Taxonomy and nomenclature in the fruits. — Madras Agr. J., 1965, p. 322—331. — *Hume H.* History of *Citrus* culture in Florida. — *Citrus* Indus., 1935, vol. 16(10), p. 5, 8—9, 20. — *Swingle W. T.* The *Citrus* Industry. Berkley; Los Angeles, 1946, vol. 1, p. 386—668. — *Tanaka T.* On canton limon, *Citrus limonia*. Osbeck. Vol. 1. 1925, p. 106—126. — *Tanaka T.* Taxonomy of *Citrus* fruits of the Pacific Region. — In: Mem. Tanaka *Citrus* Exp. Stat., 1927, vol. 1 (1), p. 15—36. — *Tanaka T.* On the origin of *Citrus* species. — Stud. Citrolog., Tanaka Exp. Stat., 1930, vol. 4, N 1, p. 1—22. — *Tanaka T.* Opinion of Dr. Korhin on *Citrus* classification. — Stud. Citrolog., 1932, vol. 5, p. 251—263. — *Tanaka T.* Problem of species with reference to *Citrus*. — Agr. and Hort., 1933, vol. 8, N 3, p. 707—720. — *Tanaka T.* History of dispute in the *Citrus* classification. — Stud. Citrolog., 1935, vol. 7, p. 1—39. — *Tanaka T.* Taxonomy and nomenclature of *Rutaceae-Aurantioideae*. — Blumea, 1936, vol. 11, N 2, p. 101—110. — *Tanaka T.* Further revision of *Rutaceae—Aurantioideae* of India and Ceylon. — Indian Bot. Soc. J., 1937, N 16, p. 227—240. — *Tanaka T.* Botanical and horticultural aspects of Asiatic citriculture. — Cit. Indus., 1955, vol. 35, N 3, p. 12, 20, 33; N 4, p. 13, 18, 28. — *Tanaka T.* The origin and dispersal of *Citrus* fruits having their centre of origin in India. — India J. Hort., 1958a, vol. 15, N 3, 4, p. 101—115. — *Tanaka T.* Breeding problem in Japanese citriculture. — India J. Hort., 1958b, vol. 15, p. 192—198. — *Tanaka T. Citrus* fruits of North-Western India; Preliminary report on the tentative studies in *Citrus* fruits exhibited of IART gardens. — New Delhi, 1958c, Dec. 2—6. — *Tanaka T.* Origin of *Citrus* fruits with reference to Himalaya Region. — J. Hort. Ass'n, Japan, 1959, vol. 28, N 2, p. 71—75. — *Tanaka T.* Historical and geographical background to the course of development a present *Citrus* industry. — In: Citrologia (Univ. Osaka pref., Dept. Horti), 1961, p. 11—18. — *Tanaka T.* Further revision of Ryukyu *Citrus* (Revisio Aurantiaecearum, XIV). — Bul. Univ. Osaka pref. Ser. B, 1961, vol. 11. — *Tanaka T.* Taxonomic problem of *Citrus* fruits in the Orient. — Bul. Univ. Osaka pref., 1969, vol. 21, p. 133—138.

Батумский ботанический сад АН ГССР.

Получено 29 V 1985.

УДК 582.715≅1-581.48 Бот. журн., т. 73, № 6

А. В. Паланов

О РОДЕ *MACROSEPALUM* (*CRASSULACEAE*) ВО ФЛОРЕ СССР

A. V. PALANOV. ON THE GENUS *MACROSEPALUM* (*CRASSULACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

В результате сравнительного морфолого-анатомического анализа видов рода *Sedum* восстанавливается род *Macrosepalum* в составе двух видов: *M. tetramerum* и *M. aetnense*. Приводятся дополнительные таксономические сведения о видах рода.

Э. Регель и И. Шмальгаузен (Regel, Schmalhausen, 1882) описали род *Macrosepalum* с единственным видом *M. turkestanicum* Regel et Schmalh., найденным О. Федченко весной 1869 г. в Самарканде. Наиболее важными признаками они считали: 4-членные цветки с чашелистиками длиннее лепестков, пазушное расположение цветков, неветвящиеся стебли. По мнению авторов, этот род близок к видам секции *Bulliarda* DC. рода *Tillaea* L., от которых отличается лишь многосеменными плодами. В это же время из Азербайджана (близ г. Баку) был собран и описан E. Trautvetter (1881) *Sedum tetramerum*.

Р. Гаме (1914) после тщательного сравнения *Macrosepalum turkestanicum* с *Sedum tetramerum* приходит к выводу, что *S. tetramerum* Trautv. и *M. turkestanicum* Regel et Schmalh. — растения одного и того же вида, который он принимает под приоритетным названием *Sedum tetramerum* Trautv. Кроме того, Гаме обнаружил, что подобное растение было описано: из Италии V. Tineo (1844) под названием *S. aetnense* Tineo; из Болгарии J. Velenovsky (1898) как *Sedum scorpilii* Velen.; из Албании G. Beck (1904) как *S. albanicum* G. Beck; из Испании C. Pau (1906) как *Sedum erithrocarpum* Pau. При выделении этих видов указанные авторы принимали во внимание ветвление, опушение растений и строение цветков. Гаме, сравнив гербарные образцы всех указанных выше видов, в том числе и *S. tetramerum*, пришел к выводу, что это вовсе не разные виды, а представители одного вида *S. aetnense* Tineo, в котором он выделил 2 разновидности: var. *genuinum* Hamet и var. *tetramerum* Hamet. К первой разновидности он отнес растения, имеющие волоски на листьях и чашелистиках, ко второй — растения, листья и чашелистики которых лишены опушения.

Таким образом, по Гаме, к var. *genuinum* относятся *Sedum scorpilii* Velen., *S. albanicum* G. Beck, *S. erithrocarpum* Pau, а к var. *tetramerum* — *Macrosepalum turkestanicum* Regel et Schmalh. и *Sedum tetramerum* Trautv. По его мнению, *S. aetnense* близок к однолетним видам рода *Sedum* L., в частности к *S. rubrum* (L.) Thell.

А. Г. Борисова (1939) признает самостоятельными виды *Sedum tetramerum* Trautv. и *S. aetnense* Tineo, объединяя их в особый ряд *Macrosepala* Boriss. секции *Epeteium* Boiss. рода *Sedum* L. По ее данным, на территории Евразии каждый из этих видов имеет обособленный ареал: *S. tetramerum* — Средняя Азия, Кавказ, Иран; *S. aetnense* — Средиземноморье и Восточная Европа.

Исследуя представителей сем. *Crassulaceae* Средней Азии, мы еще раз обратили внимание на *S. tetramerum*, который по своему внешнему виду отличается от видов рода *Sedum* вообще. В результате возникла необходимость выяснения его систематического положения. С этой целью мы провели сравнительный морфолого-анатомический анализ видов *Sedum tetramerum* и *S. aetnense* со среднеазиатскими видами рода *Sedum*, а также с *S. rubrum*.

Все среднеазиатские виды рода *Sedum* имеют, как правило, 5-, 6-членные цветки, которые собраны обычно в щитковидные соцветия. Цветки *S. rubrum* чаще всего 5-членные с чашелистиками в 2 раза короче лепестков, кроме того, чашелистики образуют трубку, в которую погружены основания сросшихся

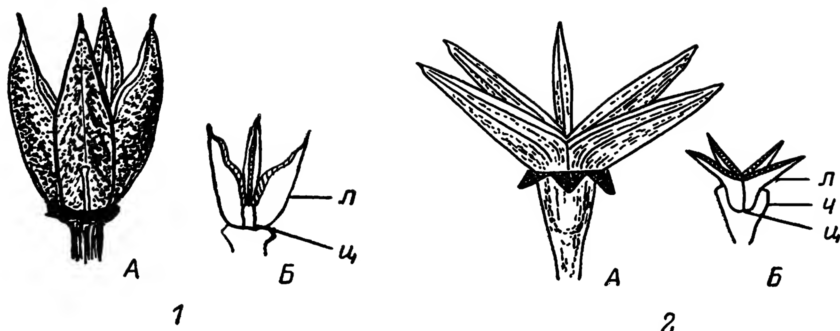


Рис. 1. Листовки *Macrosepalum tetramerum* (*1*) и *Sedum rubrum* (*2*).
А — внешний вид, *Б* — схема расположения. *ч* — чашечка, *ц* — цветоложе, *л* — листовки.

плодолистиков. Цветки *S. rubrum* располагаются на вершине главного и боковых побегов. Цветки же *S. tetramerum* (и *S. aetnense*) всегда 4-членные с чашелистиками, превышающими венчик (а не короче его, и чашечка не образует трубку). Располагаются цветки всегда в пазухах листьев; соцветие колосовидное (а не зонтиковидное).

В цветках всех видов сем. *Crassulaceae* нектарники располагаются у основания завязей и имеют различную форму у видов различных родов. Внешний вид нектарников у сравниваемых нами видов также оказался различным. Среднеазиатские виды рода *Sedum* имеют чешуевидные нектарники в форме прямоугольника. У *S. rubrum* они имеют лопатчатую форму, 0.5 мм дл. и 0.1 мм шир. Располагаются они в месте срастания стенки завязи с трубкой чашечки. Нектарники же *S. tetramerum* и *S. aetnense* лентовидные, около 1 мм дл. с небольшим расширением в верхней части, располагаются у оснований каждой из четырех завязей. Особенностью нектарников толстянковых является и то, что они сохраняются при плодах, а форма и размеры их остаются практически без изменений. Это дает возможность использовать их для целей систематики.

Типом плода в сем. *Crassulaceae* является многолистовка, ее размеры и форма различны у представителей разных родов, однако общие черты ее строения сохраняются у видов одного рода. Для рода *Sedum* характерны 5-, 6-листовки.

Рассмотрим плоды у сравниваемых нами видов.

Плоды *S. rubrum* — 5-листовки (рис. 1). Листовки срастаются между собой в нижней трети своей длины, которая погружена в трубку чашечки. В верхней же части они отклонены друг от друга, поэтому в плане многолистовка имеет звездчатую форму. Поверхность листовок ребристая по жилкам, лишена опушения. Носики короткие, шиловидные. Перикарпий сухой. Семена имеют волнистую поверхность.

Плоды *S. tetramerum* (и *S. aetnense*) в отличие от *S. rubrum* — 4-листовки кубковидной формы. Листовки расположены на выпуклом цветоложе, свободные (а не сросшиеся, как у *S. rubrum*), отклоненные друг от друга. Поверхность их папиллозная, без волосков. Носики короткие, толстые, тупые, направлены вверх. Перикарпий сухой. Семена обоих видов имеют гладкую поверхность (а не волнистую, как у *S. rubrum*).

Различаются листовки *S. tetramerum* и *S. rubrum* также и по анатомическому строению их перикарпиев.

Листовки *S. rubrum* на поперечном разрезе имеют близкую к прямоугольной форму (рис. 2, *А*, *1*). Перикарпий представлен четко выраженными тремя слоями (рис. 2, *А*, *3*). Экзокарпий однослойный и представлен прямоугольными и округлыми клетками с толстыми клеточными стенками, а на их внутренней поверхности располагаются кристаллические образования. Снаружи экзо-

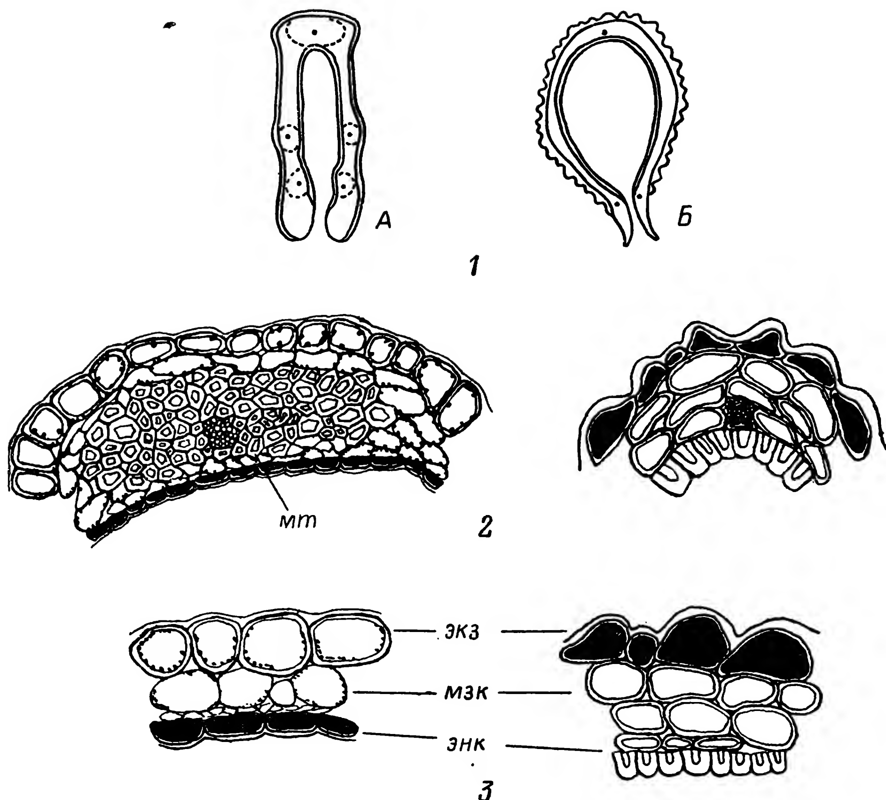
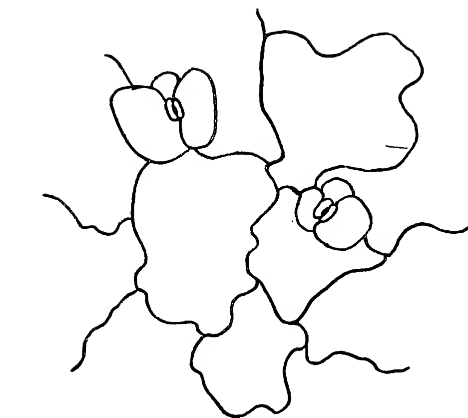


Рис. 2. Строение перикарпия *Sedum rubrum* (*А*) и *Macrosepalum tetramerum* (*Б*).

1 — поперечный разрез листовки, *2* — строение перикарпия в спинной части листовки, *3* — строение перикарпия в межпучковой зоне. *экз* — экзокарпий, *мзк* — мезокарпий, *энк* — эндокарпий, *мт* — механическая ткань.

карпий покрыт тонким слоем кутикулы. Мезокарпий состоит из двух рядов клеток, причем размеры клеток нижнего (внутреннего) ряда в несколько раз меньше, чем клеток верхнего ряда. Вокруг проводящих пучков (а их 5) число клеток мезокарпия увеличивается за счет механической ткани. Она располагается в виде кольца вокруг проводящих пучков (рис. 2, *А*, *2*). Эндокарпий однослойный и представлен мелкими, прямоугольной формы клетками. Клетки имеют слабое утолщение наружных и боковых стенок. Полости клеток эндокарпия содержат дубильные вещества, которые окрашивают их в коричневый цвет.

Листовка *S. tetramerum* на поперечном разрезе имеет эллипсоидальную форму. Перикарпий также состоит из четко выраженных трех слоев (рис. 2, *Б*, *1*, *3*). Экзокарпий однослойный и представлен округло-треугольными клетками с тонкими клеточными стенками, на их поверхности имеется слой кутикулы, а в полостях каждой из них содержатся дубильные вещества (которых нет у *S. rubrum*), окрашивающие клетки экзокарпия в коричневый цвет. Мезокарпий состоит из двух-трех рядов прямоугольных толстостенных клеток, сминающихся при созревании плодов (мезокарпий *S. rubrum* представлен тонкостенными клетками). В месте прохождения проводящих пучков, которых насчитывается 3 (а не 5, как у *S. rubrum*), клетки, окружающие их, не отличаются от таковых в межпучковых зонах. Эндокарпий однослойный и представлен квадратными (в отличие от *S. rubrum*) клетками с сильно утолщен-



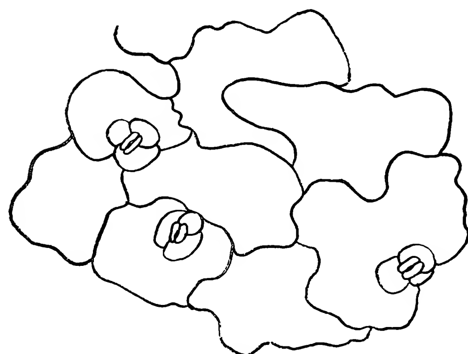
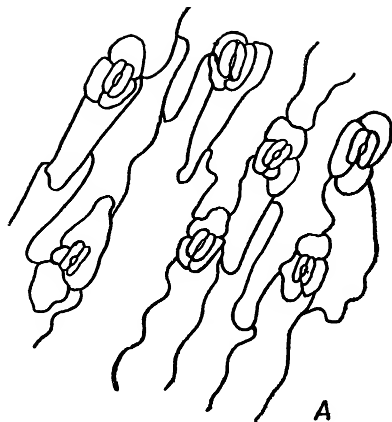


Рис. 3. Эпидерма листа *Sedum rubrum*.
А — верхняя, *Б* — нижняя.



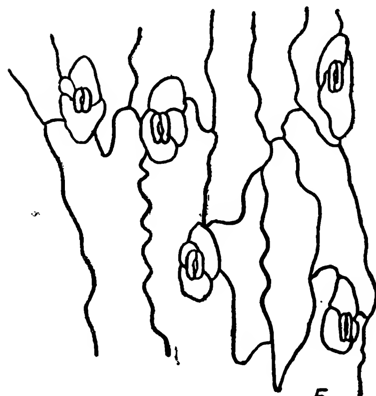


Рис. 4. Эпидерма листа *Macrosepalum tetramerum*.
А — верхняя, *Б* — нижняя.

ными боковыми и наружными стенками. Полости клеток не содержат дубильных веществ. Перикарпий *S. aetnense* имеет подобное строение.

Виды легко различаются по форме эпидермальных клеток. У *S. rubrum* (рис. 3) они, как и у других видов рода *Sedum*, больших размеров, форма их близка к округлой, стенки волнистые. Эпидермальные клетки *S. tetramerum* в отличие от *S. rubrum* прямоугольной формы, вытянутые параллельно длинной оси листа (рис. 4) и имеют волнистые стенки. У всех исследованных нами экземпляров тип устьичного аппарата анизоцитный (устьичные клетки окружены тремя побочными клетками, из которых одна заметно меньше других).

Таким образом, в результате исследования мы выяснили, что *S. tetramerum* обладает достаточно четкими морфологическими и анатомическими признаками, которые дают все основания для восстановления его родовой принадлежности к *Macrosepalum*, установленной Регелем и Шмальгаузеном. Основные признаки, отличающие род *Macrosepalum* от рода *Sedum*, — 4-членные (а не 5-, 6-членные) цветки с чашелистиками, превышающими длину лепестков (а не короче их); пазушное расположение цветков (а не в щитковидных соцветиях); лентовидные нектарники (а не в виде коротких прямоугольных чешуек); особое строение плода и эпидермы листа.

Считаем необходимым дать расширенную характеристику рода *Macrosepalum*, которая явилась результатом и нашего исследования.

Однолетние растения, голые или опушенные. Стебли 2—7 см выс., прямые, тонкие, неветвистые или слегка ветвистые от основания. Листья 2—5 мм дл., очередные, цельнокрайные, сидячие; широколанцетные с заостренной вершиной, голые или яйцевидные, опушенные по краю. У основания листа имеется шпорцевидный придаток прямоугольной формы. Соцветие колосовидное, равное половине или трети длины всего растения. Прицветники подобны листьям, по 2 у каждого цветка. Цветки 4-членные на очень коротких цветоножках. Чашелистики прямостоячие, длиннее лепестков, голые или опушенные по краю и главной жилке, в основании их имеется придаток в виде шпорца. Лепестки яйцевидно-ланцетные, слегка сросшиеся у основания. Тычинок 4, они супротивны лепесткам, короче их и срастаются с ними основаниями нитей. Пыльники округлые около 1 мм в диам. Гинецей из четырех свободных плодолистиков, расположенных на выпуклом цветоложе. Нектарники лентовидные, располагаются у основания завязей. Плод 4-листовка кубковидной формы, равная чашечке, с отклоненными друг от друга листовками, поверхность которых папиллозная. Носики короткие, толстые, тупые, направлены вверх. Семена гладкие, около 0.8 мм дл. Цв. IV—V. Пл. V—VI.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *MACROSEPALUM* REGEL ET SCHMALH.

1. Чашелистики и листья широколанцетные, лишенные опушения . . . . **M. tetramerum (Trautv.) Palanov comb. nov.**
— Чашелистики линейно-ланцетные, опушенные по краю и главной жилке, листья яйцевидные, опушенные по краю . . . . **M. aetnense (Tineo) Palanov comb. nov.**

1. **Macrosepalum tetramerum (Trautv.) Palanov comb. nov.** — *Sedum tetramerum* Trautv., 1881, Тр. Петерб. бот. сада, 7, 2 : 545; Борисова, 1939, Флора СССР, 9 : 98; она же, 1949, Флора Туркмении, 4 : 8; она же, 1955; Флора Узбекистана, 3 : 231; она же, 1975, Флора Таджикской ССР, 4 : 144; Васильева, 1961, Флора Казахстана, 4 : 356; Jansson et Rech. f. 1970, Flora Iranica, 72 : 16; Пратов, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 225. — *S. aetnense* var. *tetramerum* (Trautv.) Hamet, 1914, Изв. Петерб. бот. сада, 14 : 143. — *Sedum turkestanicum* (Regel et Schmalh.) Hamet ex B. Fedtsch. Раст. Туркменистана, 1915 : 478. — *Macrosepalum turkestanicum* Regel et Schmalh., 1882, в Изв. Об-ва любит. естествозн. антроп. этногр. 34 : 25; Schönland, 1890, in Engler u. Prantl. Die nat. Pflanzenfam. Tl 3, Abt. 2a : 37.

Т и п: Prope Baku, 1880, A. Becker, (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кавказ, Дагестан (Чир-юрт, Махачкала), Азербайджан (Баку). Средняя Азия, Горная Туркмения, Тянь-Шань, Сыр-Дарьинский р-н, Памироалай. Общее распространение: Иран, Афганистан.

2. **Macrosepalum aetnense (Tineo) Palanov comb. nov.** — *Sedum aetnense* Tineo, 1844, in Guss. Florae Sic. Syn. 2, 2 : 826; Berger, 1930, in Engler u. Prantl. Die nat. Pflanzenfam. 18a : 460; Борисова, 1939; Флора СССР, 9 : 98.— *S. scorpilii* Velen., 1898, in Sitzungsber. Böhm Ges. Wis. 40 : 5. — *S. albanicum* G. Beck, 1904, An. Nat. Hofsmus. (Wien) 19 : 74. — *S. erythrocarpum* C. Pau, 1906, Bul. Acad. Intern. Gèogr. (Le Mans) 15 : 73—77. — *S. aetnense* var. *genuinum* Hamet, 1914, в Изв. Петерб. бот. сада, 14 : 143.

Т и п: In lapidosis vulcanicis; Etna a Nicolosi sotio le chiuse, Tineo (Neap.).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европейская часть СССР, Причерноморский р-н (близ Николаева и Алешки), Крым (близ Судака) в долине р. Альмы. Общее распространение: Средиземноморье, Восточная Европа, Балканский п-ов и Малая Азия.

Автор выражает благодарность Т. Ф. Кочкаревой, В. В. Письяуковой и Л. К. Шабес за помощь в выполнении полевых работ, любезно предоставленные гербарные материалы и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. Семейство Толстянковые — *Crassulaceae* DC. — В кн.: Флора СССР. Т. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 14—131. — *Борисова А. Г.* Семейство Толстянковые. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 4. Ашхабад: Изд-во Туркм. фил. АН СССР, 1949, с. 7—4. — *Борисова А. Г.* Семейство Толстянковые. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 3. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1955, с. 226—241. — *Борисова А. Г.* Семейство Толстянковые. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 4. Л.: Наука, 1975, с. 225—258. — *Васильева А. А.* Семейство Толстянковые. — В кн.: Флора Казахстана. Т. 4. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961, с. 344—356. — *Гаме Р.* К познанию рода *Macrosepalum* Regel et Schmalh. — Изв. Петерб. бот. сада, 1914, т. 14, вып. 1—2, с. 129—144. — *Пратов У. П.* Семейство Толстянковые. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 4. Ташкент: Фан, 1974, с. 219—234. — *Федченко Б. А.* Растительность Туркестана. Пг., 1915. 478 с. — *Beck G.* Mannagetta, Beiträge zur Flora des östlichen Albanien. — An. Nat. Mus. (Wien), 1904, Bd 19, S. 74. — *Berger A. Crassulaceae* DC. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd 18a. 2 Aufl. 1930, S. 352—482. — *Jansson C. A., Rechinger K. H. Crassulaceae* DC. — In : Flora Iranica. N 72/30. 1970. 32 S. — *Pau C.* Synopsis formarum novarum hispanicarum. — Bul. Acad. Intern. Gèogr. Bot. (Le Mans), 1906, t. 15, p. 73—77. — *Regel E., Schmalhausen I. Macrosepalum turkestanicum.* — Изв. Об-ва любит. естествозн. антроп. этногр. Пб., 1882, т. 34, с. 25. — *Schönland S. Macrosepalum turkestanicum* Regel et Schmalh. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Tl 3. Abt. 2a. 1890, S. 37. — *Tineo V. Sedum* L. — In: Gussone J. Florae Siculae Synopsis. Vol. 2, pt 2. 1844, p. 826. — *Trautvetter E.* Stirpium anno 1880 in isthmo caucasica lectarum. — Acta Horti Petropol., 1881, t. 7, pt 2, p. 454. — *Velenovsky J.* Siebenter Nachtrag zur Flora von Bulgarien. — Sitzungsber. Böhm. Ges. Wis., 1898, Bd 5, S. 6—7.

Ленинградский государственный
педагогический институт.

Получено 28 XII 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 (597)

Л. В. Аверьянов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV. NEW AND RARE SPECIES OF THE *ORCHIDACEAE* FAMILY IN VIETNAMESE FLORA

Указаны новые местонахождения для 101 вида орхидных на территории СРВ; 32 вида отмечены для Вьетнама впервые.

В работе продолжается публикация (Аверьянов, 1988) данных, полученных при обработке гербарных коллекций с территории СРВ. Так же как и ранее, при указании местонахождений видов текст гербарных этикеток (приводящийся на языке оригинала) максимально сокращен и включает в соответствующем порядке следующую информацию: местонахождение, дату, номер, фамилию или обозначение коллектора, индекс Гербария, в котором хранится данный образец. Для каждого вида местонахождения указываются в хронологическом порядке. Названия видов, отмеченных для Вьетнама впервые, приводятся со звездочкой.

Flickingeria angustifolia (Blume) Hawkes.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2259 LX-VN. (LE, HN).

**Flickingeria bancana* (J. J. Smith) Hawkes.

Sine loc. 1981 N 0/39, 21 LX-VN. (LE).

**Flickingeria forcipata* (Kraenzl.) Hawkes.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21.05.1985 N 2106a LX-VN. (LE, HN).

**Flickingeria ritaeana* (King et Pantl.) Hawkes.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3.12.06.1985 N 2357 LX-VN. (LE, HN).

Galeola altissima (Blume) Reichenb. f.

Hai Phong, Cat Ba. 03.06.1986 N NOT 3089 Vong Van Tiep. (LE, UHN); Prov. Quangnam-Danang, Phuoc Son, Lang Ha.16.07.1986 sine N LX-VN. (LE).

Galeola nudifolia Lour.

Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 02.05.1986 N P 6193 sine coll. (LE, UHN).

**Gastrochilus acutifolius* (Lindl.) Kuntze.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1829 LX-VN. (LE, HN).

Gastrochilus calceolaris (J. E. Smith) D. Don.

Prov. Lam Dong, Dalat, Don Duong. 13.04.1984 N 1528 LX-VN. (LE, HN), N 1538 LX-VN. (LE, HN).

**Gastrochilus obliquus* (Lindl.) Kuntze.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 22.11.1971 N 262 Tran Hop. (LE, HN).

Goodyera foliosa (Lindl.) Benth. ex Clarke.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 09.07.1971 N 631 X. Bong. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2356 LX-VN. (LE, HN).

Goodyera fumata Thwaites.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 20.03.1971 N 155 Xoni Bong, Trong. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1811 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1985 sine N LX-VN. (LE).

**Goodyera hispida* Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 12.07.1971 N 565 X. Bong, Hoy-Khoi. (HN), N 655 X. Bong, Hoy-Khoi. (HN), Dong Con Luan vai Bao. 25.07.1971 N 707 X. Bong, Hoy-Khoi. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1808 LX-VN. (LE, HN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 28.12.1986 N 3446 LX-VN. (LE, HN).

Goodyera procera (Ker-Gawl.) Hook.

Prov. Gialai-Kontum, Dakgley. 27.03.1978 N 426 Phoong. (LE, HN); 27.03.1978 N 565 Ban. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1985 N 1991 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 18.05.1985 N 2085 LX-VN. (LE, HN).

Habenaria rhodocheila Hance.

Prov. Binh Tri Thien, Nam Dong. 07.03.1980 N 475 Thai-Thuan. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat. 31.10.1984 N 160 Ng. Tien Hiep. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2144 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2206 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2273 LX-VN. (LE, HN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 18.12.1986 N 3244b LX-VN. (LE).

**Hetaeria oblongifolia* (Blume) Blume.

Vungtau-Condao, Con Dao (8° 40′ N, 106° 35′ E). 06.04.1987 N 817 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN), N 840 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN), N 905 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Hetaeria pauciflora* Ridl.

Sine loc. 1985 sine N LX-VN. (LE).

**Hetaeria rubens* Benth.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 21.03.1971 N 167 X. Bong. (HN).

Holcoglossum kimballianum (Reichenb. f.) Garay var. *lingulatum* Aver.

Пров. Хоангльеншон, лес близ Шапа. 29.10.1960 N 745 Тахтаджян. (LE), N 747 Тахтаджян. (LE); Пров. Хоангльеншон, между Шапа и Лаокай. 30.10.1960 N 909 Тахтаджян. (LE).

Holcoglossum subulifolia (Reichenb. f.) E. A. Christenson.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 sine N LX-VN. (LE).

Liparis acuminata Hook. f.

Prov. Lam Dong, Lang bian. 16.04.1984 N 1548 LX-VN. (LE, HN).

Liparis bootanensis Griff.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 09.06.1985 N 2326 LX-VN. (LE, HN), 12.06.1985 N 2380 LX-VN. (LE, HN), N 2381 LX-VN. (LE, HN).

Liparis caespitosa (Thouars) Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1598 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Lang bian. 16.04.1984 N 1553 LX-VN. (LE, HN).

Liparis distans C. B. Clarke.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 22.11.1971 N 1168 sine coll. (LE, HN), 26.11.1971 N 1203 Song. (HN), 03.12.1971 N 1256 sine coll. (HN).; Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2381a LX-VN. (LE); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 06.12.1985 N NOT 2624 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN).

Liparis latilabris Rolfe.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 01.04.1977 N 277 Hoi. (HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao, Nui Rung Rinh. 01.04.1984 N 1396 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1800 LX-VN. (LE, HN), N 1801 LX-VN. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 09.06.1985 N 2320 LX-

VN. (LE, HN), 12.06.1985 N 2370 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Tung Thien. sine dt. N 3432 sine coll. (LE, HN).

Liparis mannii Reichenb. f.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 15.11.1971 N 1117 Mae. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/173 LX-VN. (LE); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 07.12.1985 N NOT 2683 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN).

Liparis nervosa (Thunb.) Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 13.04.1971 N 106 X. Bong. Bao. (HN); sine loc. 1983 N 0/272 LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 01.05.1985 N 1768 LX-VN. (LE, HN), 02.05.1985 N 1817 LX-VN. (LE, HN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 21.12.1986 N 3337 LX-VN. (LE, HN), 23.12.1986 N 3394 LX-VN. (LE, HN); Prov. Quang Ninh, Ba Mun (21° 05′ N, 107° 35′ E). 21.03.1987 N 148 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Liparis paradoxa (Lindl.) Reichenb. f.

Prov. Cao Bang, Tinh Tuc. 27.06.1976 N 177 sine coll. (HN).

Liparis stricklandiana Reichenb. f.

Sine loc. 1981 N 0/23, 9, 0/7, 0/31, 0/4, 6 LX-VN. (LE).

**Liparis sutepensis* Rolfe ex Downie.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2289a LX-VN. (LE).

Ludisia discolor (Ker.-Gawl.) A. Rich.

Prov. Dac Lac. 24.12.1979 N 1167 Ban. (LE, HN); Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2383 LX-VN. (LE, HN); Prov. Quangnam-Danang, Cu Lao Cham (15° 57′ N, 108° 30′ E). 27.03.1987 N 541 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Luisia morsei Rolfe.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 02.05.1985 N 1802 LX-VN. (LE, HN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 23.12.1986 N 3392 LX-VN. (LE, HN); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9° 01′ N, 103° 26′ E). 10.04.1987 N 1091 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Luisia psyche Reichenb. f.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1535 LX-VN. (LE, HN).

Malaxis acuminata D. Don.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 17.07.1971 N 567 X. Bong. (HN), 25.07.1971 N 706 Dong Con Chi. (HN); Prov. Lam Dong, Lang bian. 03.05.1980 N 788 Ng. thi Nhan. (HN), 04.05.1980 N 126 Vu Nguyen Tu. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 02.05.1985 N 1807 LX-VN. (LE, HN).

Malaxis latifolia J. E. Smith.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2203 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2289 LX-VN. (LE, HN); Vungtau-Condao, Con Dao (8° 40′ N, 106° 35′ E). 06.04.1987 N 882 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Malleola insectifera* (J. J. Smith) J. J. Smith et Schlechter.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 12.05.1985 N 1904 LX-VN. (LE, HN).

Nephelaphyllum tenuiflorum Blume.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2384 LX-VN. (LE, HN).

Nervilia aragoana Gaudich.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2145 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 14.12.1985 N NOT 2945 Tiep, Binh, Cham, Loc, Thin. (LE, UHN).

Nervilia prainiana (King et Pantl.) Seidenf.

Prov. Lam Dong, Duc Trong, Vui Voi. 09.06.1980 N 839 Ng. thi Nhan. (LE, HN).

**Neuwiedia griffithii* Reichenb. f.

Prov. Quang Ninh, Cam Pha, Cong Hoa. 13.07.1965 sine N Tran Dinh Nghia. (LE, UHN).

**Neuwiedia inae* De Vogel.
Prov. Gialai-Kontum, Dakto. 07.04.1978 N 230 K. Dao. (HN).
**Oberonia emarginata* King et Pantl.
Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 14.12.1985 N 0/40 LX-VN. (LE).
Oberonia ensiformis (J. E. Smith) Lindl.
Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 20.10.1963 N 1434 Poes Tamas. (HN), 26.11.1971 N 1198 Xom Dang Bao. (HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 23.04.1986 N NT 2003 Thin, Binh, Chan, Loc, Thuoc. (LE, UHN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 28.12.1986 N 3485 LX-VN. (LE, HN).
Oberonia falconeri Hook. f.
Sine loc. 1983 N 0/228 LX-VN. (LE).
Oberonia langbianensis Gagnep.
Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1544 LX-VN. (LE, HN).
Oberonia pachyphylla King et Pantl.
Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 26.11.1971 N 1205 Song. (HN).
**Oberonia rasmussenii* Seidenf.
Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Ton Lap. 29.05.1985 N 0/251 LX-VN. (LE).
**Oberonia rosea* Hook. f.
Prov. Lam Dong, Dilinh. sine dt. N 140 Nguyen The Do. (LE, HN).
Otochilus fuscus Lindl.
Prov. Lam Dong, Dalat, Don Duong. 13.04.1984 N 1539 LX-VN. (LE, HN).
**Panisea apiculata* Lindl.
Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/273 LX-VN. (LE).
Paphiopedilum concolor (Par. et Batem.) Pfitz.
Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 23.12.1986 N 3393 LX-VN. (LE, HN).
Paphiopedilum gratrixianum (Sander ex Mast.) Guillaum.
Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 1985 sine N LX-VN. (LE, HN).
Paphiopedilum villosum (Lindl.) Stein.
Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/281 LX-VN. (LE).
**Pelatanthera insectifera* (Reichenb. f.) Ridl.
Prov. Quang Ninh, Ha Long. 22.04.1965 N 5178 sine coll. (LE, HN); sine loc. 1984 sine N LX-VN. (LE); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05. 1985 N 1803 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 20.09. 1985 N P 5649 Loc, Binh, Chan, Vhuy. (LE, UHN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 25.12.1986 N 3427 LX-VN. (LE, HN).
**Pennilabium angraecum* (Ridl.) J. J. Smith.
Sine loc. 1985 N 0/94 LX-VN. (LE).
Peristylus prainii (Hook. f.) Kraenzl.
Prov. Cao Bang, Tinh Tuc. 27.06.1976 N 128 Dkhoi Nhan Ve. (HN); Prov. Cao Bang, Pho Bang. 09.08.1977 N 71 sine coll. (HN), 10.08.1977 N 82 sine coll. (HN).
Phaius indigoferus Hassk.
Prov. Gialai-Kontum, Mang giang. 02.12.1978 N 230 Ban. (LE, HN).
Phaius longicornu Guillaum.
Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2292 LX-VN. (LE, HN).
**Phalaenopsis fuscata* Reichenb. f.
Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2064 LX-VN. (LE, HN).
Phalaenopsis gibbosa Sweet.
Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 21.04.1986 N NT 1931 Thin, Binh, Cham, Loc, Thuoc. (LE, HN), 25.04.1986 N NT 2097 Thin, Binh, Cham, Loc, Thuoc. (LE, HN).
**Phalaenopsis lobbii* (Reichenb. f.) Sweet.
Prov. Gialai-Kontum. 1985 sine NLX-VN. (LE).
Pholidota articulata Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2209 LX-VN. (LE, HN).

Pholidota chinensis Lindl.

Sine loc. 1981 N 0/13 LX-VN. (LE); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 09.06.1985 N 2322 LX-VN. (LE, HN).

Pholidota convallariae (Reichenb. f.) Hook. f.

Prov. Lam Dong, Lang biang. 16.04.1984 N 1554 LX-VN. (LE, HN), N 1557 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1602 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2262 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum. 1985 sine N LX-VN. (LE).

Pholidota imbricata Roxb. ex. Hook.

Prov. Gialai-Kontum. sine dt. N 256 sine coll. (HN).

Pholidota recurva Lindl.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1537 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Lang bian. 16.04.1984 N 1550 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2280 LX-VN. (LE, HN).

Pholidota rubra Lindl.

Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1529 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1600 LX-VN. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 02.05.1985 N 1805 LX-VN. (LE, HN), N 1823 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2266 LX-VN. (LE, HN).

**Phreatia laxiflora* (Blume) Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1984 N 0/126 LX-VN. (LE).

Phreatia secunda (Blume) Lindl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 22.11.1971 N 1176 Bien. (HN).

**Platanthera angustta* (Blume) Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 12.06.1985 N 2365 LX-VN. (LE, HN).

Polystachia concreta (Jacq.) Garay et Sweet.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 22.05.1985 N 2141 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Tan Lap. 29.05.1985 N 2314 LX-VN. (LE, HN); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9° 01′ N, 103° 26′ E). 10.04.1987 N 1041 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

**Pomatocalpa spicatum* Breda.

Prov. Gialai-Kontum, Dakgley. 29.03.1978 N 359 T. D. Ly. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2059 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 26.12.1985 N P 5894 Loc, Binh, Chan, Vhuy. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 21.04.1986 N NT 1934 Thin, Binh, Chan, Loc, Thuoc. (LE, UHN).

**Pteroceras leopardinum* (Par. et Reichenb. f.) Seidenf. et Smitin.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/216 LX-VN. (LE).

Renanthera coccinea Lour.

Prov. Ha Nam Ninh, Dong Giao, Tam Diep. 29.03.1984 N 1292 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2058 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 28.05.1985 N NT 1555 Loc, Binh, Chan, Vhuy. (LE, UHN), 07.12.1985 N NOT 2663 Tiep, Binh, Chen, Loc, Thin. (LE, UHN); Prov. Quangnam-Danang, Cu Lao Cham (15° 57′ N, 108° 30′ E). 28.03.1987 N 351 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Robiquetia succisa (Lindl.) Seidenf. et Garay.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1824 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 05.12.1985 N NOT 2601 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN).

Schoenorchis eberhardtii (Finet) Aver.

Prov. Lam Dong, Dalat, Datala. 12.04.1984 N 1533a LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Don Duong. 13.04.1984 N 1532 LX-VN. (LE, HN).

Schoenorchis gemmata (Lindl.) J. J. Smith.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 31.04.1984 N 1333 LX-VN. (LE, HN), 13.06. 1985 N 2388 LX-VN. (LE, HN).

Spathoglottis pubescens Lindl.

Sine loc. 1963 N 2452 Аврорин. (LE); Prov. Hoang Lien Son, Lao Cai. 26.09.1963 N 1068 Nguyen Dang Khoi. (LE, HN).

Staurochilus fasciatus (Reichenb. f.) Ridl.

Prov. Dak Lac, Daknong. 15.05.1979 N 36 Can. (LE, HN).

Sunipia racemosa (J. E. Smith) Tang et Wang.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 N 0/265 LX-VN. (LE).

**Taeniophyllum pahangense* Carr.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2065 LX-VN. (LE, HN).

**Tainia hongkongensis* Rolfe.

Prov. Quang Ninh, Ba Mun (21°05′N, 107°35′E). 19.03.1987 N 140 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Tainia hookeriana King et Pantl.

Sine loc. 1983 N 0/140, 0/116, 0/293 LX-VN. (LE).

**Tainia latifolia* (Lindl.) Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Daklong, Dakgley. 29.03.1978 N 391 T. D. Ly. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25.05.1985 N 2219 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 10.12.1985 N NOT 2821 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN).

Tainia viridifusca (Hook.) Benth. et Hook. f.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 1984 N 0/108 LX-VN. (LE).

**Thecopus maingayi* (Hook. f.) Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 12.05.1985 N 1905 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1979 LX-VN. (LE, HN).

Thelasis pygmaea (Griff.) Blume.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2061 LX-VN. (LE, HN).

**Thrixpermum calceolus* (Lindl.) Reichenb. f.

Sine loc. 1981 N 0/11, 26 LX-VN. (LE); sine loc. 1985 N 0/162 LX-VN. (LE).

Thrixpermum carnosum (Ridl.) Schlechter.

Пров. Нинь-Бинь, заповедник Кук-фын. 13.05.1963 N 1030b Thai-van Trung, Luong-ngoc-Toan, Аврорин. (LE); Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 16.05.1985 N 2009 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 18.05.1985 sine N LX-VN. (LE); Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 22.04.1986 N NT 1971 Thin, Binh, Chan, Loc, Thuoc. (LE, UHN).

Thrixpermum centipeda Lour.

Prov. Lam Dong, Blao, Bao Loc. 18.04.1984 N 1690 LX-VN. (LE, HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1838 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Sopoai. 17.05.1985 N 2062 LX-VN. (LE, HN); sine loc. 1985 N 0/90 LX-VN. (LE).

**Thrixpermum pauciflorum* (Hook. f.) Ridl.

Sine loc. 1985 N 0/222 LX-VN. (LE).

Thunia alba (Lindl.) Reichenb. f.

Prov. Ha Tuyen, Pho Cao. 12.08.1977 N 78 K. Dao. (HN).

Trichotosia dalatensis (Gagnep.) Seidenf.

Prov. Lam Dong, Dalat, Suoi Vang. 14.04.1984 N 1601 LX-VN. (LE, HN); Prov. Lam Dong, Lang biang. 16.04.1984 N 1549 LX-VN. (LE, HN).

Trichotosia microphylla Blume.

Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mang Den. 28.05.1985 N 2283 LX-VN. (LE, HN).

Trichotosia pulvinata (Lindl.) Kraenzl.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1804 LX-VN. (LE, HN).

Trichotosia velutina (Lodd. ex Lindl.) Kraenzl.

Prov. Gialai-Kontum, Kon Ha Nung. 15.05.1985 N 1970 LX-VN. (LE, HN); Prov. Gialai-Kontum, Konplong, Mangcanh. 27.05.1985 N 2257 LX-VN. (LE, HN).

**Tropidia angulosa* Blume.

Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 18.12.1986 N 3266 LX-VN. (LE, HN), 21.12.1986 N 3335 LX-VN. (LE, HN), 23.12.1986 N 3396 LX-VN. (LE, HN), 28.12.1986 N 3447 LX-VN. (LE, HN); Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′N, 106°35′ E). 06.04.1987 N 881 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Tropidia curculigoides Lindl.

Prov. Ha Son Binh, Luong Son, Lam Son. 10.12.1985 N NOT 2765 Tiep, Binh, Chan, Loc, Thin. (LE, UHN); Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 21.12.1986 N 3340a LX-VN. (LE, HN); Prov. Quang Ninh, Ba Mun (21°05′N, 107°35′E). 19.03.1987 N 142 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN); Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′N, 106°35′E). 03.04.1987 N 770 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE, HN).

Vanilla annamica Gagnep.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 18.03.1971 N 146 X. Bong. (LE, HN).

Vrydagzynea albida (Blume) Blume.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 17.07.1971 N 566 X. Bong, Dak-Khoi. (HN); Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong. 01.05.1985 N 1767 LX-VN. (LE, HN).

Zeuxine nervosa (Wall. ex Lindl.) Benth. ex Clarke.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May bac. 02.05.1985 N 1810 LX-VN. (LE, HN).

Zeuxine parvifolia (Ridl.) Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 12.12.1985 N 2531 LX-VN. (LE, HN).

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама. — Бот. журн., 1988, т. 73, № 5, с. 720—729.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 VIII 1987.

УДК 005 : 576.16 (571.61/.64)

Бот. журн., т. 73, № 6

Т. Г. Буч, В. Д. Швыдкая

QUAMOCLIT (*CONVOLVULACEAE*) — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ РОД ФЛОРЫ СССР

T. G. BUCH, V. D. SHVYDKAYA. *QUAMOCLIT* (*CONVOLVULACEAE*) — A NEW ADVENTIVE GENUS FOUND IN THE FLORA OF THE USSR

Впервые для флоры СССР приводятся сведения об адвентивном роде *Quamoclit* из сем. *Convolvulaceae*, найденном в 1984—1986 гг. на территории животноводческих ферм в Уссурийском р-не Приморского края советского Дальнего Востока. Выделено 2 новые секции.

В 1984—1986 гг. во время работ по обследованию засоренности полей сельскохозяйственных культур Приморского края мы собрали в окр. пос. Новоникольское и с. Бодрополья Уссурийского р-на вьющиеся травянистые растения с необычными листьями, ранее в регионе не встречавшиеся. Необычность строения листовой пластинки одного растения заключалась в сильной рассеченности

ее на множество узких, до 2—3 мм шир., долей. В пазухах листьев находились довольно крупные, 2—2.5 мм дл., еще более тонко рассеченные на почти нитевидные доли прилистники. Все растение было легким и ажурным. У другого растения листовая пластинка цельная, в основании сердцевидная, с сильно вытянутой верхушкой в виде носика.

Как и ранее описанные новые для территории советского Дальнего Востока и всего Советского Союза адвентивные виды *Sesbania exaltata* (Rafin) Cory, *Cassia fora* L., *Ipomoea lacunosa* L. и *I. hederacea* Jacq. (Буч, Швыдкая, 1979, 1981), собранные растения попали в Приморский край, вероятнее всего, тем же путем, т. е. вместе с ввозимой из-за рубежа соей. Отходы переработки сои использовались для корма скоту, навоз хранился на животноводческих фермах или в буртах вдоль полевых дорог без должной предварительной тепловой обработки. Как удалось позднее установить, собранные растения оказались представителями нового для территории СССР адвентивного рода *Quamoclit* Mill. сем. *Convolvulaceae* — *Q. pennata* (Desr.) Boj. и *Q. coccinea* (L.) Moench (Linnaeus, 1753; Miller, 1754; Gleason, 1952; Farr et al., 1979; Flora of Taiwan, 1979, и др.).

В отечественной литературе данных о роде *Quamoclit* найти почти не удалось (Григорьев, 1953; Черепанов, 1973, 1981; Ворошилов, 1982, и др.), за исключением краткого сообщения Д. Р. Костырко (1984) об интродукции и акклиматизации в Донецком ботаническом саду новых декоративных видов из сем. *Convolvulaceae*, среди которых автором выделялись *Q. pennata* и *Q. coccinea*. Семена их были получены из Ташкента, но происхождение неизвестно. Автор описывает биологию этих видов и кратко — сами растения. В. И. Трифонова (1981) указывает, что в Америке среди рода *Ipomoea* выделяется вид *I. coccinea* своими крупными воронковидными ярко-красными цветками, опыляемыми колибри.

Пытаясь выявить историю становления рода *Quamoclit*, мы столкнулись с большими трудностями, так как приводимые в литературе данные очень разноречивы. Согласно A. Engler (1964), этот род относится к трибе *Convolvuleae*, подтрибе *Ipomoineae*, сем. *Convolvulaceae*, включающей 400 тропических и субтропических видов. J. Willis (1966) приводит этот род как синоним рода *Ipomoea* L., указывая для трибы 500 видов. R. Good (1974) относит род *Quamoclit* к группе пантропических сорняков, произрастающих в странах с теплым климатом. E. Merrill (1981) подтверждает принадлежность данного рода к пантропическим растениям, встречающимся во флорах Порто-Рико, Кубы, Панамы, Бирмы, Шри-Ланки, Индии, большей части тропической Африки, а также Египта.

Отмечается, что виды этого рода имеют ярко-красные цветки, являются вьющимися растениями с тонко рассеченными листьями овальной формы, иногда разделенными на 3—5 долек. По данным «Атласа растений Кореи» (1976), на ее территории произрастают *Q. angulata* Boj. и *Q. vulgaris* Choisy (=*Q. pennata* Boj.). В другой, более поздней работе корейских ботаников «Растения окрестностей Пхеньяна» (1984) приводятся сведения лишь об одном виде — *Q. pennata* (*Q. vulgaris* Choisy). W. Martin, Ch. Hutchins (1981), описывая эти растения, относят их к роду *Ipomoea*, рассматривая род *Quamoclit* как его синоним *I. coccinea* L. var. *coccinea* (*Q. coccinea* (L.) Moench.). Авторы указывают, что *I. coccinea* var *coccinea* широко распространен во влажных землях от Западного Техаса до Аризоны и южнее в тропической Америке. По данным H. Scoggan (1979), *Ipomoea quamoclit* (*Q. pennata* (Desr.) Boj.) некогда был интродуцирован в тропическую Америку, теперь почти исчез совсем, о чем свидетельствует отсутствие данных об этих видах и роде в целом в американских «флорах» в настоящий период.

После длительных поисков истоков развития рода *Quamoclit* удалось установить, что долиннеевские ботаники относили его виды к роду *Convolvulus*. C. Linnaeus (1753) считал их принадлежащими к роду *Ipomoea*. Впервые род

Quamoclit описал P. Miller (1754), выделив его из сем. *Convolvulaceae* в самостоятельный род на основании строения цветка, его формы и окраски.

В связи с тем что в отечественной литературе описаний рода *Quamoclit* и его видов нет, приводим морфологические характеристики, составленные на основании анализа собранных образцов с учетом литературных данных.

Quamoclit Mill. — Квамоклит.

Quamoclit Mill., 1754, Gard. Dict. Abr. ed. 4 : 205—206. — *Quamoclit* Moench., 1794, Méth. Pl.: 453, nom. superfl. — *Quamoclit* Choisy, 1845, in DC. Prodr. Syst. Nat.: 336, nom. superfl.

T y p u s: *Ipomoea quamoclit* L. (=*Quamoclit pennata* (Desr.) Boj.)

Листья, перисто-рассеченные на узкие доли или цельные 3—5-лопастные. Отгиб венчика узкотрубчатый, пятиугольный или звездчатый, с 5 треугольными лопастями. Тычинки и столбик выдаются из цветка. Столбик при плодах нитевидный, 1—2.5 см дл.

Род Квамоклит — *Quamoclit* Mill.

Sect. I. *Quamoclit* — Folia pinnatisecta laciniis lineariribus; stipulae pinnatisecta. — Листья, рассеченные на линейные доли; прилистники перисто-рассеченные.

T y p u s: тип рода.

1. *Quamoclit pennata* (Desr.) Boj., 1837. Hort. Maurt.: 224; Voigt, 1845. Hort. Suburb. Calc.: 353. — *Convolvulus pennatus* Desr., 1792. in Lam. Encycl. Méth. Bot., 3 : 567. — *Ipomoea quamoclit* L., 1753. Sp. Pl. : 159. — *Q. vulgaris* Choisy, 1833. Mem., Soc. Phys. Geneve, 6 : 434. — Квамоклит перистый.

Однолетнее вьющееся или лазящее растение с ветвящимся в основании стеблем до 1 м дл. (в условиях советского Дальнего Востока — 2.5—3 мм в диам.). Листья тонкие, коротко-черешковые или сидячие, 5—8 см дл., 3—6 см шир., рассеченные почти до главной жилки на узкие, 1.5—2 мм шир., доли по 8—12 с каждой стороны. В пазухах листьев перисто-рассеченные нитевидные прилистники, 2—3 см дл., 0.8—1 см шир. Цветки одиночные, реже по 2, пазушные. Цветоносы значительно превышают длину листьев, сильно удлиняются в период плодоношения. Чашелистиков 5, на верхушке слегка заостренных, по краю пленчатых, сохраняющихся при плодах. Венчик 2—2.5 см дл., узко-воронковидный, малиново-красный, бархатистый, отгиб с треугольными лопастями (0.3—0.4 мм шир.), в виде звездочки. Тычинки и простой столбик выделяются из трубки. Рыльце головчатое. Коробочка эллипсовидная, с длинным нитевидным столбиком, до 2.5—3 см дл., 4-камерная, с 4 семенами. Столбик по мере созревания плода опадает. Семя продолговато-треугольное, 4.5—5 мм дл., 2.5—3 мм шир., со спинки выпуклое, с боков беловойлочное, черно-бурое. Семенной рубчик круглый, 1.5—2.5 мм в диам. Зародыш крупный, складчатый; эндосперм остаточный, твердый. (См. рисунок).

Уссур. (Приморск. кр., Уссур. р-н). — Заносное; на влажных навозных буртах животноводческих ферм. Редко.

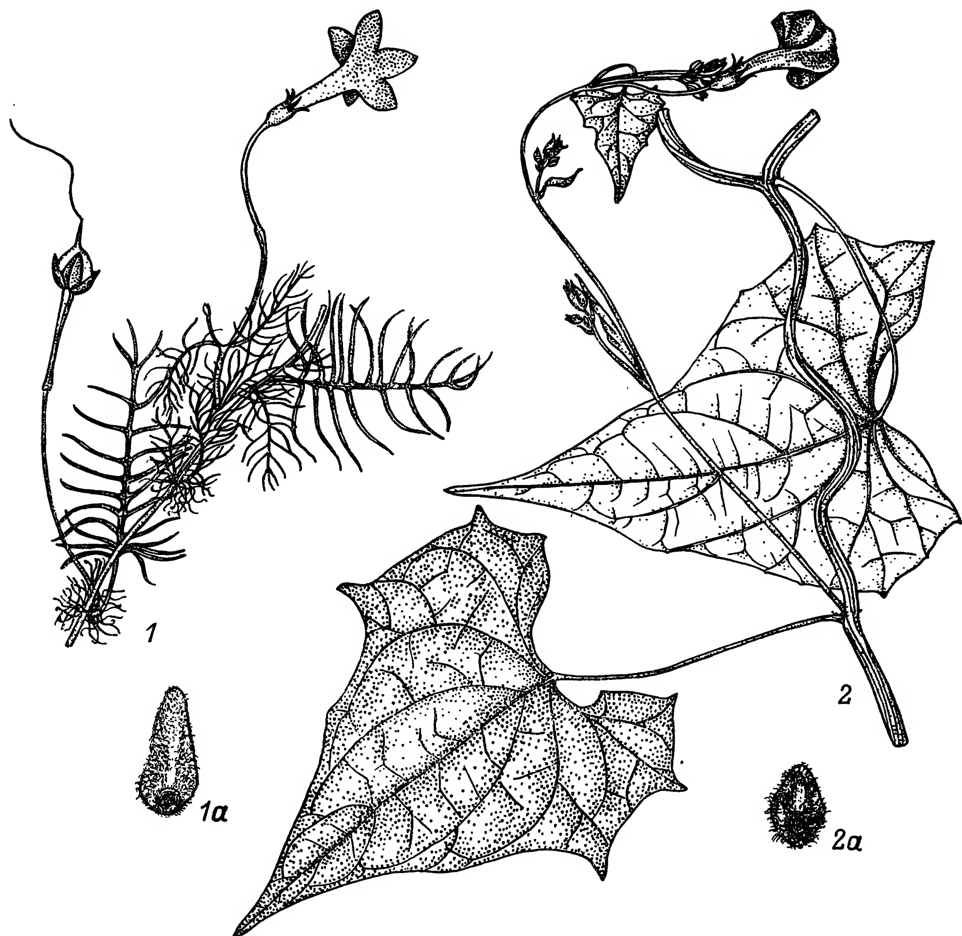
О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е. Индия, Корейский п-ов, Тайвань; Южная и Северная Америка. Описан из Индии.

Sect. II. Coccineae Butch sect. nov. — Folia cordata, acuminata, basi angulata; stipulae nullae. — Листья сердцевидные, заостренные, в основании угловатые; прилистники отсутствуют.

T y p u s: *Quamoclit coccinea* Moench.

2. *Quamoclit coccinea* Moench, 1794, Méth. Pl.: 453. — *Ipomoea coccinea* L. 1753. Sp. Pl.: 160. — *I. hederifolia* L., 1753, Syst., ed. 10, 2 : 925. — Квамоклит ярко-красный.

Однолетнее травянистое растение, в основании стебля сильноветвящееся, часто образует ком голых переплетающихся стеблей до 1—1.2 м дл. Листья от яйцевидных до округлых, цельные или угловато-дольчатые (3—5), на верхушке длиннозаостренные, в основании листовой пластинки сердцевидные. Черешки



Quamoclit pennata (*1*, *1a*) и *Q. coccinea* (*2*, *2a*).
1, *2* — общий вид генеративного побега (1/10 нат. вел.); *1a*, *2a* — семя, ×5.

листьев 5—6 см дл., прилистники отсутствуют. Цветки по 3—4 в пазухах листьев, в дихазиях. Цветоносы значительно превышают длину листьев. Чашелистиков 5, без пленчатого края, продолговато-заостренные на верхушке. При плодах сохраняются. Венчик узкозубчатый, 2—2.5 см дл., ярко-красный, бархатистый, отгиб до 1.5—2 см в диам., лопасти неясно обозначены. Тычинки и столбик выдаются из венчика. Коробочка 7—8 мм в диам., округлая, с длинным нитевидным столбиком до 3 см дл.; рыльце головчатое. При созревании плода столбик обламывается. Семя округло-треугольное, 3—4 мм дл., черно-бурое, густо щетинисто-волосистое. Семенной рубчик крупный, круглый, со светлым ободком, по краю реснитчатый. Зародыш складчатый. Эндосперм остаточный. (См. рисунок).

Уссур. (Приморск. кр., Уссур. р-н). — Заносное. На навозных буртах, отвальных канавах на территории животноводческих ферм и вдоль автодорог. Редко.

Общее распространение. Корейский п-ов, Тайвань, Южная и Северная Америка, Африка. Описан из Южной Америки.

3. *Quamoclit angulata* (Roem. et Schult.) Boj., 1837, Hort. Maurit.: 225. — *Ipomoea angulata* Roem. et Schult., 1819, Syst. Veg. 4: 245. — *Quamoclit angulata*

(Boj.) Choisy, 1845, in DC., Prodr. Syst. Nat. 9 : 336. — Квамоклит угловатый.

Вьющийся однолетник, слабоветвящийся в основании стебля. Стебель до 1 м дл., редковолосистый. Листья округлые или продолговато-округлые, в основании сердцевидные, иногда 3-лопастные, угловато-выемчатые. Черешки длинные, иногда опушенные. Цветки в вильчатых или колосовидных соцветиях, ярко-красные, бархатистые, до 2 см в диам. Чашелистики по краю узкопленчатые, реснитчатые, верхушка вытянутая, остроконечная. Венчик короткотрубчатый, до 2 см дл., 0.7—0.8 см шир., отгиб неяснозвездчатый, до 2.5 см в диам. Тычинки и столбик выступают из венчика. Коробочка эллипсовидная или округлая, 6—10 мм в диам., столбик 1.2—1.5 см дл., при плодах опадает. Семя черное, округло-треугольное, буроватое от мелких щетинистых волосков, рассеянных по всей поверхности.

Уссур. (Приморск. кр., Уссур. р-н). — Заносное. На навозных буртах около ферм и вдоль шоссейных дорог. Очень редко.

Общее распространение. Мавританские острова, Мадагаскар, Корейский п-ов.

В 1986 г. был найден единственный экземпляр в вегетативном состоянии, очень напоминающий этот вид. Кроме того, карантинная инспекция г. Владивостока обнаружила в контрольных образцах ввозимой из-за рубежа сои семена данного вида. Следовательно, можно ожидать в следующем году нахождение этого вида и в цветущем состоянии.

Согласно данным, опубликованным в «Растениях окрестностей Пхеньяна» (1984), *Q. pennata* и *Q. coccinea* отнесены к травянистым многолетникам. В Приморском крае они ведут себя как типичные однолетники. В условиях приморского муссонного климата с холодными и затяжными весной и началом лета семена этих растений из-за недостатка тепла очень поздно прорастают и растения медленно развиваются, чем и объясняется столь позднее их цветение (в условиях Уссурийского р-на — в конце сентября—начале октября). С наступлением заморозков в начале октября растения не успевают сформировать семена, гибнут. Следовательно, вероятность распространения этих видов по Приморью весьма сомнительна.

Гербарные образцы собранных растений хранятся в Гербариях Биолого-почвенного института (VLA), а также переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и в Главный Ботанический сад АН СССР (MHA).

Выражаем глубокую признательность за помощь в определении растений Н. Н. Цвелеву, а также Н. Н. Качура за исполнение рисунков.

ЛИТЕРАТУРА

Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. *Sesbania* Scop. (*Fabaceae*) — новый род, найденный во флоре СССР. — Бот. журн., 1979, т. 62, № 1, с. 51—53. — *Буч Т. Г., Швыдкая В. Д.* Новые и редкие адвентивные виды флоры Приморского края. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1758—1763. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Григорьев Ю. С.* Сем. *Convolvulaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 750 с. — *Костырко Д. Р.* Интродукция рода *Quamoclit* Mill. в Донецком ботаническом саду АН УССР. — В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 1. Киев: Наук. думка, 1984, с. 18—20. — *Растения* окрестностей Пхеньяна. Пхеньян, 1984. 447 с. — *Трифонова В. И.* Сем. *Convolvulaceae*. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. М.: Просвещение, 1981, с. 386. — *Атлас* растений Кореи. Пхеньян, 1976. 1023 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. 1—30). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin; Nikolasee, 1964. 429 с. — *Farr E.*, *Leussink J.*, *Stafleu F.* Index nominum genericorum (Plantarum). Netherlands. Vol. 3. 1979. 1475 p. — *Flora* of Taiwan. Vol. 6. Taiwan, 1979. 665 p. — *Gleason H.* The new Britton and Brown Illustrated Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Vol. 3. Lancaster: Lancaster Press, 1952. 583 p. — *Good R.* The geography of the flowering plants. London, 1974. 557 p. — *Lin-*

naeus C. Species plantarum. Vol. 1. London, 1753, p. 159—160. — *Martin W.*, *Hutchins Ch.* Flora of New Mexico. Vol. 2. 1981. 2590 p. — *Merrill E.* Plant life of the Pacific world. Tokyo, 1981. 297 p. — *Miller P.* Dictionnaire des jardiniers et des cultivateurs. Vol. 4. 1754, p. 205—206. — *Scoggan H.* The flora of Canada. Pt. 4. 1979. 1257 p. — *Willis* J. A dictionary of the flowering plants and ferns. 7th ed. Cambridge: Univ. Press, 1966. 1214 p.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 XII 1986.

УДК 582 : 581.9 (476)

Бот. журн., т. 73, № 6

Д. И. Третьяков

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ БЕЛОРУССИИ

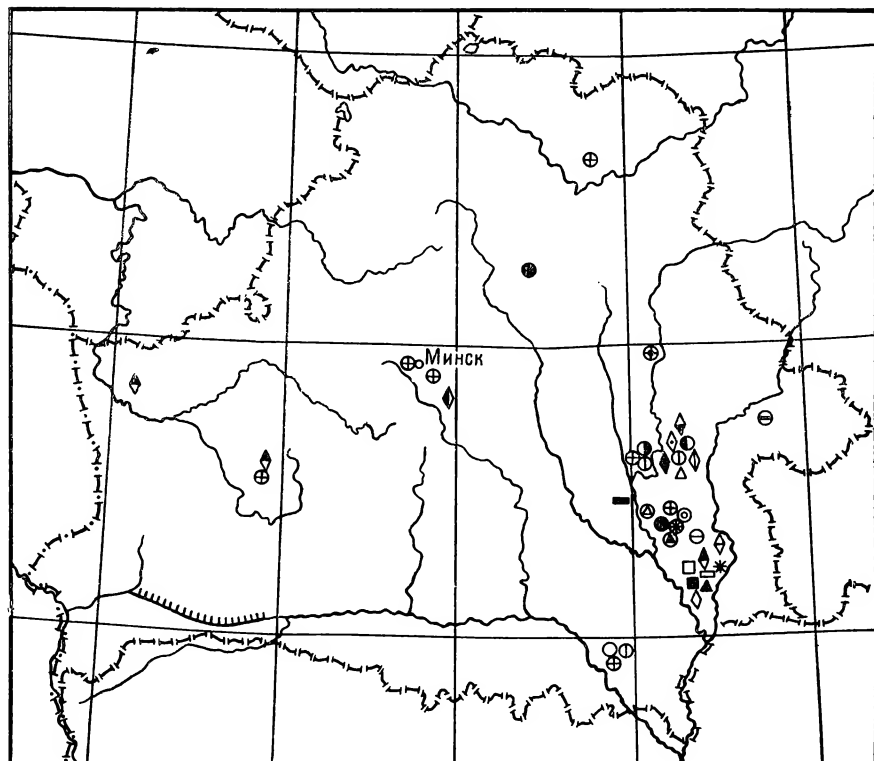
D. I. TRETIYAKOV. THE NEW ADVENTIVE PLANT SPECIES IN THE BYELORUSSIAN FLORA

Сообщается о нахождении в Белоруссии 28 новых заносных видов растений, относящихся к 11 семействам и 27 родам.

При изучении антропогенного компонента флоры Белоруссии выявлено 28 новых заносных различных по происхождению видов растений. Эти виды относятся к 27 родам из 11 семейств. Наибольшее число видов (11) — в сем. *Poaceae*, остальные 10 семейств содержат от 3 до 1 вида: *Apiaceae* и *Asteraceae* — по 3 вида, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Chenopodiaceae* — по 2, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Oxalidaceae*, *Papaveraceae* — по 1 виду. Новыми для республики являются 11 родов. Большая часть видов (15) на основании флорогенетического и географического анализов отнесена к группе древнесредиземноморских миграционно-генетических комплексов (согласно классификации Г. В. Вынаева, 1984). В эту группу входят 2 флористических комплекса: европейско-средиземноморский с западно-средиземноморским и восточно-средиземноморским миграционно-генетическими элементами и ирано-туранский с переднеазиатским и центральноазиатским элементами. Остальные виды отнесены к группе бореальных миграционно-генетических комплексов, а также к североамериканским, южноамериканским и восточноазиатским видам. Местонахождения этих видов в пределах Белоруссии представляют флористический и хорологический интерес для европейской части СССР и в целом для Европы (см. рисунок).

Гербарный материал, подтверждающий эти находки, хранится в Гербариях Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР в Минске (MSK) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE).

Ammi majus L. Гомель, на щебне ж.-д. полотна, 6 IX 1985, n° 1357 (MSK), 1 цветущий экземпляр; там же, на территории комбината хлебопродуктов, на песчаном со щебнем грунте ж.-д. полотна, 7 IX 1985, цв., созр. пл., n° 1357а (LE, MSK), более 10 экземпляров в разных фазах развития — от бутонизации до плодоношения. Эфемерофит. Европейско-средиземноморский вид, распространен на юге Европы. Заносится также в северные ее районы (Tutin, 1968). В СССР известен из Крыма (Определитель. . ., 1972), Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985) и Удмуртской АССР (Пузырев, 1985б). В Белоруссию заносится с зерном.



▭ 1 ▬ 2 △ 3 ⊖ 4 ▲ 5 ⊖ 6 Φ 7 ◐ 8 ◬ 9 ○ 10 ◊ 11 ✱ 12 ◊ 13 ◬ 14
◊ 15 ◊ 16 ◊ 17 ♦ 18 ■ 19 ⊕ 20 ● 21 ◊ 22 ◑ 23 ⊕ 24 ◎ 25 ⊛ 26 ◊ 27 □ 28

Распространение заносных видов растений на территории Белоруссии.

1 — *Ammi majus*, 2 — *Atriplex littoralis*, 3 — *Carthamnus lanatus*, 4 — *Centaurea iberica*, 5 — *Ceratochloa cathartica*, 6 — *Chaerophyllum prescottii*, 7 — *Cynodon dactylon*, 8 — *Eleusine tristachya*, 9 — *Euclidium syriacum*, 10 — *Gypsophila perfoliata*, 11 — *Heliotropium europaeum*, 12 — *Helminthotheca echioides*, 13 — *Lappula patula*, 14 — *Leymus racemosus*, 15 — *Panicum dichotomiflorum*, 16 — *Phalaris minor*, 17 — *Polypogon monspeliensis*, 18 — *Puccinellia airoides*, 19 — *P. fominii*, 20 — *Rapistrum perenne*, 21 — *Roemeria refracta*, 22 — *Salvia reflexa*, 23 — *Setaria faberi*, 24 — *Sorghum halepense*, 25 — *Spinacia turkestanica*, 26 — *Trigonella grandiflora*, 27 — *Visnaga daucoides*, 28 — *Xanthoxalis stricta*.

Atriplex littoralis L. Жлобин, в рудеральных условиях у ж.-д. полотна, 10 VII 1979, бут., цв. (MSK), 1 хорошо развитый экземпляр. Эфемерофит. Этот европейско-западноазиатский галофитный вид приурочен к прибрежным и континентальным областям Евразии. В европейской части СССР *A. littoralis* также имеет резко выраженные 2 части ареала: прибрежную — по побережью Балтийского моря и его заливов (в Литве, Латвии, Эстонии, Ленинградской и Калининградской областях) — и континентальную — в южных и юго-восточных областях Украины и России, западных областях Казахстана (Atlas. . ., 1980). Появление этого вида в республике — результат антропогенного засоления.

Carthamnus lanatus L. Гомельская обл., Рогачевский р-н, пос. Ильич, на территории фабрики первичной обработки шерсти, в местах складирования отходов, 13 IX 1985, n° 1453 (MSK), 1 вегетирующий экземпляр. Эфемерофит. Европейско-древнесредиземноморский вид, распространен на юге Центральной Европы, в Средиземноморском, Балкано-малоазийском и Иранском районах «Флоры СССР». На территории СССР известен на юге, юго-западе европейской части СССР, Кавказе, в Средней Азии (Шостаковский, 1963) и как заносное — в Латвии (Шулц, 1972).

Centaurea iberica Trev. ex Spreng. (*C. calcitrapa* auct. non L.). Могилевская обл., Чериковский р-н, окр. с. Веприн, в посевах люцерны с клевером, 29 VIII

1984, бут., нач. цв., n° 400 (LE, MSK). Обнаружено более 25 экземпляров. Эфемерофит. Этот ирано-туранский (переднеазиатский) вид занесен с семенами люцерны из Киргизии, которая является основным поставщиком семенного материала этой культуры. *C. iberica* распространен на юго-востоке Средней Европы, в Средиземноморье (азиатская часть), Малоазийском, Иранском, Гималайском и Джунгаро-Кашгарском районах «Флоры европейской части СССР». В СССР этот вид известен из Крыма, Кавказа и Средней Азии (Черепанов, 1963), а также как заносное — в Латвии (Шулц, 1977). Из подрода *Calcitrapa* (Adans.) Hayek, кроме *C. iberica*, на территории СССР (в Крыму) произрастает еще *C. calcitrapa* L. *Centaurea iberica* отличается от последней наличием хохолка на семянках и продолговатыми корзинками.

Ceratochloa cathartica (Vahl) Herter. Гомель, на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 7 IX 1985, n° 1397 (MSK), I экземпляр. Эфемерофит. Южноамериканский вид, интродуцирован во многие внетропические страны. В СССР известен из окр. Ленинграда, в Волжско-Донском районе «Флоры СССР», Причерноморье, Западном Закавказье и Туркмении (Цвелев, 1976а). В Белоруссии известен из нескольких пунктов другой североамериканский вид — *C. carinata*, который впервые собран Г. В. Вынаевым на ж.-д. ст. в Витебске, 3 X 1979. Несколько позже мной *C. carinata* был обнаружен в Беловежской пуще, 12 VII 1984; г. Барановичах, 18 IX 1985 и в с. Киров Наровлянского р-на Гомельской обл., 29 VI 1986.

Chaerophyllum prescottii DC. Гомельская обл., г. Буда-Кошелево, привокзальная площадь, среди рудерального высокотравья на грунтовых отвалах, 6 VI 1985, цв., n° 741 (LE, MSK), небольшая группа. Условно отнесен к эфемерофитам. Бореально-лесостепной евразиатский вид, распространен на севере Европы (Швеция, Финляндия), Северном Кавказе, в Северном и Центральном Казахстане, на Алтае, в южных районах Западной Сибири и Монголии (Cannon, 1968; Тихомиров, 1977). Несмотря на то что *Ch. preskottii* на территории СССР более широко распространен, чем *Ch. bulbosum*, в Белоруссии он известен только из одного указанного места.

Cynodon dactylon (L.) Pers. Гомельская обл., окр. ж.-д. ст. Хойники, территория комбикормового завода, на ж.-д. полотне, 13 IX 1984, n° 626 (MSK), 1 экземпляр с многочисленными укореняющимися побегами; окр. ж.-д. ст. Рогачев, на песке строительной площадки, 12 IX 1985, n° 1418 (LE, MSK), 2 экземпляра; Рогачевский р-н, пос. Ильич, территория фабрики первичной обработки шерсти, в местах складирования отходов, 13 IX 1985, n° 1437 (MSK), 1 экземпляр. Эфемерофит. Во всех трех указанных местах были только вегетирующие угнетенные растения. *C. dactylon* распространен в тропических, субтропических и отчасти умеренных странах земного шара. В СССР — на юге европейской части, Кавказе, юго-востоке Западной Сибири, в Средней Азии. Как заносное растение распространяется в более северные районы преимущественно по железным дорогам. Известен в Харьковской обл. (Злаки Украины, 1977), Прибалтике (Цвелев, 1976а), Москве, под Киевом и Воронежом (Игнатов, Макаров, 1984).

Eleusine tristachya (Lam.) Lam. Гомельская обл., Рогачевский р-н, пос. Ильич, на территории фабрики первичной обработки шерсти, в местах складирования отходов, 13 IX 1985, n° 1441 (MSK), 2 плодоносящих экземпляра. Эфемерофит. Южноамериканский тропический вид, распространен в Южной Америке, на юге Северной Америки, в тропической Африке, натурализовался в Юго-Западной Европе (Hitchcock, 1950; Hansen, 1980), а также заносное растение — во многих других странах, в том числе и СССР: Западном Закавказье (Цвелев, 1976а) и Азербайджанской ССР (Ленкорань).

Euclidium syriacum (L.) R. Br. Гомельская обл., Жлобинский р-н, с. Пиревичи, в рудеральных условиях у животноводческой фермы, 21 V 1983, конец цв., созр. пл., n° 41 (LE, MSK). Эфемерофит. Ирано-туранский (пе-

реднеазиатский) вид занесен с соломой, привезенной из Узбекистана в 1981 г. (по данным Государственной инспекции по карантину растений по Белорусской ССР). Группа в числе более 30 экземпляров. *E. syriacum* распространен на востоке Средней Европы, в Средиземноморье, Малоазийском, Иранском, Джунгаро-Кашгарском, Монгольском и Гималайском районах «Флоры европейской части СССР». В СССР — на юге и юго-востоке европейской части СССР, на Кавказе, юге Западной Сибири и в Средней Азии. В северные районы европейской части СССР заносится по железной дороге (Котов, 1979). Этот вид известен из Латвии (Шулц, 1977), Ленинградской обл. (Цвелев, 1976б) и Удмуртской АССР (Пузырев, 1984).

Gypsophila perfoliata L. (*G. trichotoma* Wend., *G. anatolica* Boiss. et Heldr.). Гомельская обл., г. Хойники, окр. ж.-д. ст., на склоне ж.-д. насыпи, 16 IX 1984, конец цв., пл., n° 654 (LE, MSK). Эпекофит. Обнаружена довольно большая популяция этого ирано-туранского (переднеазиатского) солончакового вида на площади около 500 м². Этот вид распространен на юго-востоке Средней Европы (в Болгарии и Румынии), в Иране и Малой Азии. В СССР — в европейской части (в Причерноморье, Крыму, Нижне-Донском, Нижне-Волжском районах), на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии (Шишкин, 1936). Кроме того, как заносное растение приводится для Латвийской ССР (Шулц, 1977; Фатаре, Гаврилова, 1985), Калининской (Малышева, 1980), Липецкой, Московской областей (Вьюкова, 1983) и Удмуртской АССР (Пузырев, 1985б), а также этот вид обычен на железной дороге Северной Украины (из устного сообщения Н. Н. Цвелева). *G. perfoliata* является очень хорошим примером натурализовавшегося галофитного вида для Белоруссии.

Heliotropium europaeum L. Гомельская обл., Рогачевский р-н, пос. Ильич, территория фабрики первичной обработки шерсти, в местах складирования отходов, 13 IX 1985, цв., пл., n° 1450 (MSK), 1 экземпляр. Эфемерофит. Этот европейско-древнесредиземноморский вид распространен преимущественно в Южной и Средней Европе, а также заносится в более северные ее районы (Brummitt, 1972). В СССР распространен в западных и юго-западных областях Украины, на юге Молдавии, в Крыму и на Кавказе (Доброчаева, 1981).

Helminthotheca echioides (L.) Holub (*Helminthia echioides* (L.) Juss.). Гомель, территория комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 7 IX 1985, пл., n° 1388 (MSK), 1 небольшой экземпляр. Этот европейско-древнесредиземноморский вид распространен в Южной Европе и широко натурализовался в более северных ее районах (Sell, 1976). В СССР — в Крыму, Дагестане, Восточном Закавказье и Средней Азии, Горно-Туркменском р-не (Васильев, 1964). Эфемерофит.

Lappula patula (Lehm.) Menyharth. Гомельская обл., Ветковский р-н, с. Новоселки, вдоль забора у спиртзавода, 8 VI 1980, цв., пл. (MSK), единично. Эфемерофит. Этот южно-бореальный евразиатский вид распространен в Средней Европе, на севере Африки и в Передней Азии. В СССР — в степных, лесостепных (южных), реже лесных районах европейской части, на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири. На север заносится до Мурманской обл. (Доброчаева, 1981). В БССР заносится с зерном.

Leymu sracemosus (Lam.) Tzvel. s. str. Гомельская обл., Жлобинский р-н, окрестности разъезда Вирский (~2 км к востоку от г. Жлобина), на ж.-д. насыпи, 17 VI 1975, цв., n° 17 (LE, MSK), вдоль ж.-д. полотна полосой 5 м шир. и около 35 м дл., сплошными зарослями. Эпекофит. Этот южно-бореальный степной вид распространен на востоке Средней Европы, на Кавказе, юге Западной Сибири, в Средней Азии. В европейской части СССР — в низовьях Волги, в северо-восточной части Украины по р. Северский Донец (Цвелев, 1976а; Злаки Украины, 1977), заносится в Удмуртию (Пузырев, 1985а).

Panicum dichotomiflorum Michx. Впервые в Белоруссии собран Е. Блудовым в пгт Скидаль Гродненской обл., на ж.-д. полотне у комбикормового завода,

11 VIII 1982, пл., n° 50 (MSK), 1 экземпляр. Позже мной собирался в Гомеле на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 7 IX 1985, пл., n° 1392 (MSK), 1 экземпляр; в окр. ж.-д. ст. Барановичи-Центральные, на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 18 IX 1985, пл., n° 1503 (LE, MSK), изредка группами. Эфемерофит, но с признаками натурализации. Североамериканский вид распространен в Северной Америке и во многих других субтропических странах, в том числе Южной Европе (Clayton, 1980). В СССР как заносное растение встречается на Кавказе (Цвелев, 1976а) и в Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985).

Phalaris minor Retz. Гомельская обл., Рогачевский р-н, окр. пос. Ильич (~2 км к северо-северо-западу), по краю свалки отходов от переработки шерсти, 13 IX 1985, пл., n° 1462 (MSK), единично. Эфемерофит. Европейско-древнесредиземноморский вид, распространен в Средиземноморье, Юго-Западной, Южной и Восточной Азии. Занесен во многие другие внетропические страны. В СССР — в Средней Азии, на Кавказе и в Крыму (Цвелев, 1976а). Наши экземпляры отличаются от типичных *Ph. minor* отсутствием зубцов по килям колосковых чешуй и длиннозаостренными светлыми, более крупными зерновками.

Polypogon monspeliensis (L.) Desf. Гомельская обл., Рогачевский р-н, окр. пос. Ильич (~2 км к северо-северо-западу), по краю свалки отходов от переработки шерсти, 13 IX 1985, пл., n° 1461 (LE, MSK), единично. Эфемерофит. Южноевропейско-древнесредиземноморский вид, распространен в Атлантической и Центральной Европе (южной), Средиземноморье, Юго-Западной, Южной, Центральной и Восточной Азии, а также как заносное — во многих других странах. В СССР — в Крыму, на Кавказе, Средней Азии, на юге Западной Сибири и Причерноморье, а также занесен на Дальний Восток (Цвелев, 1976а) и в Латвию (Шулц, 1972).

Puccinellia airoides (Nutt.) Wats. et Coult. Гомельская обл., Рогачевский р-н, пос. Ильич, территория фабрики первичной обработки шерсти, у здания, 13 IX 1985, пл., n° 1456 (LE, MSK), изредка группами. Условно отнесен к эфемерофитам. Североамериканский вид, распространен почти по всей территории США (Hitchcock, 1950). В литературе для СССР этот вид еще не указывался, но, как сообщил Н. Н. Цвелев, он уже был найден на Дальнем Востоке (в окр. г. Дальногорска) Н. С. Пробатовой.

Puccinellia fominii Bilyk. Гомель, окр. ж.-д. ст. Гомель-Сортировочный, на щебне ж.-д. полотна, 6 IX 1985, пл., n° 1359 (MSK), 1 экземпляр. Эфемерофит. Южно-бореальный степной галофитный вид, распространен на юго-востоке европейской части СССР, Кавказе, северо-западе Средней Азии, а также в Румынии (Цвелев, 1976а; Злаки Украины, 1977).

Rapistrum perenne (L.) All. Могилев, на склоне ж.-д. насыпи, 26 VII 1980, цв., созр. пл. (LE, MSK). Обнаружено более 50 хорошо развитых растений в различных зонах ж.-д. насыпи (склоны, ж.-д. полотно). Эпекофит. Распространен в Средней и Атлантической Европе (заносное), в Средиземноморье. В СССР — в Днепровском, Молдавском, Причерноморском, Нижне-Донском районах и Крыму «Флоры европейской части СССР». Для центра европейской части СССР этот вид приводится для Верхне-Волжского, Волжско-Донского районов, а также как заносное для Эстонии (Котов, 1979), Латвии (причем местонахождение уничтожено в 1963 г.) (Шулц, 1976), Московской и Горьковской областей (Игнатов, Макаров, 1984) и Удмуртской АССР (Бузанов и др., 1977).

Roemeria refracta DC. Гомельская обл., Жлобинский р-н, окр. с. Круговец, на сухих луговинах по краю поля, 27 V 1981, цв., n° 15 (LE, MSK); Гомельская обл., Жлобинский р-н, с. Пиревичи, у животноводческой фермы на залежах, 21 V 1983, цв., созр. пл., n° 40 (LE, MSK); Минская обл., Крупский р-н, с. Слобода, территория опытного экспериментального хозяйства «Эсса», в посевах люцерны, 25 VI 1983, пл., цв., Т. А. Сауткина (БГУ). В каждом из указанных пунктов насчитывалось более 25 экземпляров. Эфемерофит. Вид распространен

в Юго-Западной и Центральной Азии, в СССР — на Кавказе и в Средней Азии. Для европейской части СССР ранее не приводился. Указывался лишь другой вид — *Roemeria hybrida* (L.) DC., в окр. Ленинграда (Цвелев, 1981).

Salvia reflexa Hornem. Гомель, территория комбината хлебопродуктов, на песчаном со щебнем грунте ж.-д. полотна, 7 IX 1985, цв., пл., n° 1394а (MSK). Этот североамериканский вид, впервые обнаруженный в 1927 г. в Харьковской обл., позже в Ставропольском крае в 1960—1961 гг., сейчас распространяется в южных районах Украины (Чернявськiй, 1985) и более северных районах СССР (Победимова, 1978). Из Северной Америки он занесен также в страны Западной Европы, Австралию и Аргентину (Васильева, 1963). Эфемерофит.

Setaria faberi Herrm. Окр. ж.-д. ст. Рогачев, на незадернованных местах у ж.-д. полотна, 12 IX 1985, пл., n° 1416 (LE, MSK), единично. Сорный восточноазиатский вид распространен в Восточной Азии, в СССР — на Дальнем Востоке (Уссурийский и Сахалинский районы), как заносное — на Кавказе и во многих других внетропических странах (Цвелев, 1976а). Эфемерофит.

Sorghum halepense (L.) Pers. Гомельская обл., Жлобинский р-н, ж.-д. ст. Салтановка, на ж.-д. полотне, 2 IX 1982, бут., n° 484 (LE, MSK), несколько сильно угнетенных экземпляров; окр. г. Минска (~3 км к юго-востоку), вблизи с. Тростенец на городской свалке мусора, 27 IX 1982, созр. пл., Г. В. Вынаев, Л. Мержвинский, Д. Третьяков n° 534 (LE, MSK), несколько хорошо развитых экземпляров; Гомельская обл., г. Хойники (ж.-д. ст. Хойники), у ж.-д. полотна на территории комбикормового завода, 13 IX 1984, n° 625 (MSK), несколько угнетенных экземпляров; Гомельская обл., ж.-д. ст. Рогачев, на гравийно-щебенистой ж.-д. насыпи, 12 IX 1985, цв., созр. пл., n° 1421 (LE, MSK), одиночными экземплярами вдоль ж.-д. полотна на протяжении 150—200 м; окр. ж.-д. ст. Барановичи-Центральные, на незадернованной гравийно-щебенистой ж.-д. насыпи, 18 IX 1985, бут., созр. пл., n° 1479 (MSK), единично; Витебская обл., пгт Шумилино, на ж.-д. полотне, 28 IX 1985, вег., n° 1543 (MSK), 1 экземпляр; г. Минск, на гравийной ж.-д. насыпи, 3 XI 1985, созр. пл., n° 1568 (MSK), 1 хорошо развитый экземпляр. Эфемерофит. Этот ирано-туранский вид распространен в Юго-Западной Азии, на севере Африки, а также широко натурализовался на юге Атлантической, Средней и Южной Европы. Как заносное — в США, Австралии и многих других странах мира (Цвелев, 1976а; Clayton, 1980). В СССР — в Южном Крыму, на юге Причерноморья, на Кавказе и в Средней Азии (Цвелев, 1976а), как заносное — в Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985).

Spinacia turkestanica Iljin. Гомельская обл., Жлобинский р-н, с. Пиревичи, в рудеральных условиях у животноводческой фермы, 21 V 1983, цв., созр. пл., n° 43 (MSK), 1 небольшой экземпляр. Эфемерофит. Этот ирано-туранский вид естественно распространен только в Иране и Средней Азии. Для европейской части СССР приводится впервые. Занесен с соломой из Узбекистана.

Trigonella grandiflora Bunge. Гомельская обл., Жлобинский р-н, с. Пиревичи, в рудеральных условиях у животноводческой фермы, 21 V 1983, цв., n° 42 (MSK); там же, на обочине грунтовой дороги через поле, 1 VIII 1984, цв., созр. пл., n° 296 (LE, MSK), более 10 хорошо развитых растений. Кроме того, обнаружен 1 экземпляр за 1.5 км от предыдущих местонахождений на обочине шоссе. Эфемерофит. Занесен с соломой из Узбекистана в 1981 г. и возобновляется уже 4 года. Этот ирано-туранский вид распространен в Центральной Азии и Иране, а в СССР — на юго-востоке европейской части и в Средней Азии (Никитин, 1983).

Visnaga daucoides Gaertn. (*Ammi visnaga* (L.) Lam.). Минская обл., Пуховичский р-н, окр. ж.-д. ст. Руденск, на гравии ж.-д. полотна с россыпью угля в местах разгрузки вагонов, 21 VIII 1977, бут., цв., Д. Третьяков, Г. В. Вынаев n° 799 (LE, MSK), небольшая группа хорошо развитых растений. Этот европейско-средиземноморский вид распространен в Западном и Восточном Средиземноморье, Малой Азии, Иране. На территории СССР — на Кавказе (Шишкин,

1950) и как заносное — в Латвии (Фатаре, Гаврилова, 1985). В качестве лекарственного растения культивируется в США и в СССР на Украине, Северном Кавказе и в Молдавии (Вульф, Малеева, 1969). По-видимому, приводимое растение заносится в более северные районы СССР с углем из южных областей Украины или с Кавказа.

Xanthoxalis stricta (L.) Small (*Oxalis stricta* L., *O. dillenii* Jacq.). Гомель, парк культуры и отдыха им. А. В. Луначарского, как сорное в цветочном питомнике, 7 IX 1985, цв., пл., n° 1367 (LE, MSK), нередко. Эпекофит. Североамериканский вид, местами натурализовался в Атлантической, Средней и Южной Европе (Young, 1968). В СССР — в Киевской, Полтавской, Черкасской, Харьковской, Ленинградской областях (Цвелев, 1977). В целом на европейской части СССР этот вид распространен гораздо реже, чем *Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub. В Белоруссию занесен, вероятно, с семенным посадочным материалом. Вид с высокой степенью натурализации, имеет тенденцию к дальнейшему распространению по республике.

Из обнаруженных 28 видов 24 мы относим к эфемерофитам, т. е. видам без признаков натурализации, — *Ammi majus*, *Atriplex littoralis*, *Carthamnus lanatus*, *Centaurea iberica*, *Ceratochloa cathartica*, *Chaerophyllum prescottii*, *Cynodon dactylon*, *Eleusine tristachya*, *Euclidium syriacum*, *Heliotropium europaeum*, *Helminthotheca echioides*, *Lappula patula*, *Panicum dichotomiflorum*, *Phalaris minor*, *Polypogon monspeliensis*, *Puccinellia airoides*, *P. fominii*, *Roemeria refracta*, *Salvia reflexa*, *Setaria faberi*, *Sorghum halepense*, *Spinacia turkestanica*, *Trigonella grandiflora*, *Visnaga daucoides*, а 4 — *Gypsophila perfoliata*, *Leymus racemosus*, *Rapistrum perenne*, *Xanthoxalis stricta* — к эпекофитам, видам, натурализовавшимся в синантропных растительных сообществах или агрофитоценозах. В последнее время в связи с активным ввозом в Белоруссию сельскохозяйственного сырья из Среднеазиатских республик и зарубежных стран увеличился занос на территорию республики различных по происхождению, преимущественно древнесредиземноморских видов растений. Причем заносится одновременно большое число зачатков разных видов растений, которые быстро натурализуются в новых для них природных условиях. Очагами заноса и распространения адвентивных видов являются не только крупные города (Минск, Гомель, Могилев, Барановичи и др.), но и села (Веприн, Ильич, Пиревичи и др.), куда поступают сельскохозяйственное сырье и зерно для промышленной переработки.

В заключение выражаю благодарность Н. Н. Цвелеву за помощь в определении растений и критической просмотр рукописи, а также В. М. Виноградовой за помощь в определении видов из сем. *Apiaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Бузанов В. А., *Ефимова Т. П.*, *Сентемов В. В.* Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. — В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1977, с. 59—93. — *Васильев В. Н.* Род Гельминция — *Helminthia* Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. 29. Л.: Наука, 1964, с. 228. — *Васильева Л. И.* Заносное растение шалфей отогнутый. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1671—1674. — *Вульф Е. В.*, *Малеева О. Ф.* Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. 332 с. — *Вынаев Г. В.* Флорогенетическая структура и фитогеографические связи флоры Белоруссии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Минск, 1984. 28 с. — *Вьюкова Н. А.* Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Липецкой области. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, вып. 1, с. 128—133. — *Доброчаева Д. Н.* Семейство Бурачниковых — *Boraginaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 113—179. — *Злаки* Украины. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с. — *Игнатов М. С.*, *Макаров В. В.* Новости адвентивной флоры Московской области. — Бюл. ГБС, 1984, вып. 132, с. 49—51. — *Котов М. И.* Семейство Капустовых — *Brassicaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 30—148. — *Малышева В. Г.* О появлении новых заносных растений в Калининской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1435—1439. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с. — *Определитель* растений Крыма. Л.: Наука, 1972. 550 с. — *Победимова Е. Г.* Род Шалфей — *Salvia* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 173—181. —

Пузырев А. Н. Новые адвентивные виды семейства *Brassicaceae* в Удмуртии. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1269—1270. — *Пузырев А. Н.* О новых и редких адвентивных видах семейства *Poaceae* в Удмуртии. — Бот. журн., 1985а, т. 70, № 1, с. 118—120. — *Пузырев А. Н.* Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии. — Бот. журн. 1985б, т. 70, № 2, с. 268—271. — *Тихомиров В. Н.* Род Бутень — *Chaerophyllum* L. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1977, с. 11—13. — *Фатаре Л. В., Гаврилова Г. Б.* Редкие виды растений. — В кн.: Флора и растительность Латвийской ССР. Восточно-латвийский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1985, с. 142—154. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976а. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* Флористические новинки в Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1976б, т. 13, с. 278—284. — *Цвелев Н. Н.* О видах рода *Xanthoxalis* Small (*Oxalidaceae*) европейской части СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 22, с. 178—182. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. 2. — Нов. сист. высш. раст., 1981, т. 18, с. 247—257. — *Черепанов С. К.* Подрод *Calcitrapa* (Adans.) Hayek. — В кн.: Флора СССР. Т. 28. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 574—575. — *Чернявський А. В.* Нове місцезнаходження *Salvia reflexa* Hornem. на Україні. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 6, с. 100—101. — *Шишкин Б. К.* Род Качим — *Gypsophila* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 731—777. — *Шишкин Б. К.* Род Амми — *Ammi* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 381—382. — *Шостаковский С. А.* Род Сафлор — *Carthamnus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 28. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 581—587. — *Шулц А. А.* Адвентивные растения как засорители агроценозов и рудеральных мест в Латвии. — В кн.: Охрана природы в Латвийской ССР. Рига, 1972, с. 79—102. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1445—1454. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора г. Риги. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1513—1523. — *Atlas* Florae Europaea. Vol. 5 / Ed. by J. Jalas, J. Suominen. Helsinki, 1980. 41 p. — *Brummitt R. K.* *Heliotropium* L. — In: Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge, 1972, p. 85. — *Cannon J. F. M.* *Chaerophyllum* L. — In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968, p. 325. — *Clayton W. D.* *Sorghum* Moench. — In: Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge, 1980, p. 265. — *Hansen A.* *Eleusine* Gaertn. — Ibid., p. 258. — *Hitchcock A. S.* Manual of the grasses of the United States. Washington: United States Government Printing Office, 1950, p. 80, 501. — *Sell P. D.* *Picris* L. — In: Flora Europaea. Vol. 4. Cambridge, 1976, p. 316. — *Tutin T. G.* *Ammi* L. — In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968, p. 353. — *Young D. P.* *Oxalis* L. — Ibid., p. 192.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 14 IV 1986.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 577.4+630

А. С. Алексеев, Н. И. Лайранд, Ю. И. Леплинский

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ РЕАКЦИИ ДРЕВОСТОЕВ НА АТМОСФЕРНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИНДЕКСОВ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА

A. S. ALEXEYEV, N. I. LAIRAND, YU. I. LEPLINSKY.
QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE IMPACT OF ATMOSPHERIC POLLUTION ON THE TREE STANDS USING THE INDICES OF THE RADIAL GROWTH INCREMENT

Разработан метод количественной оценки реакции древостоев ели на загрязнение атмосферного воздуха с использованием индексов радиального прироста. Индексы рассчитываются для каждого дерева насаждений, функционирующих в зонах с различной интенсивностью загрязнения, на основе 5-летней скользящей средней нормы. Распределение деревьев по величине индекса радиального прироста служит основой для оценки реакции древостоев на загрязнение. Построена математическая модель для анализа таких распределений, оценены ее параметры и выполнена верификация. Дан прогноз прироста древостоев на всех пробных площадях.

В лесной экологической системе под воздействием атмосферного загрязнения происходят глубокие и разнообразные изменения (Смит, 1985). Существуют очень тонкие критерии обнаружения такого воздействия, основанные на наличии в составе лесных фитоценозов целого ряда организмов-индикаторов (Меннинг, Федер, 1985). Однако наибольший интерес представляют критерии оценки состояния древостоев лесных экосистем и прежде всего основной лесообразующей породы — эдификатора. Это связано с тем, что структурно и функционально древостои в лесу — наиболее существенная часть, составляющая 90 % массы органического вещества биоценоза и выполняющая важнейшие средообразующие функции. Поэтому если с исчезновением отдельных видов-индикаторов в лесах, расположенных в зонах атмосферного загрязнения, можно в какой-то степени примириться, то древостои основных лесообразующих пород должны быть безусловно сохранены, в том числе и в зонах атмосферного загрязнения.

В настоящее время широко используются критерии оценки состояния древостоев, основанные на распределении деревьев по категориям состояния в соответствии с инструкцией «Санитарные правила в лесах СССР» (Алексеев, 1982; Карпенко, Соловьев, 1982; Алексеев и др., 1986). Их использование позволило установить ряд закономерностей процессов разрушения древостоев под влиянием загрязнения атмосферы, однако распределение деревьев по категориям состояния определяется методом глазомерной таксации, что в какой-то мере снижает сопоставимость данных, полученных разными исследователями. Поэтому в основу оценки состояния древостоев следует положить такой признак, который поддавался бы точному количественному определению. Наиболее подходящим признаком для этих целей является величина радиального прироста. Здесь можно отметить, что, хотя категории состояния деревьев определяются глазомерно, точность получаемых оценок вполне достаточна для большинства практических приложений, кроме того, на основе этой методики возможно получение массового первичного материала с небольшими затратами. Поэтому предложе-

ние использовать как основу оценки состояния древостоев в зонах атмосферного загрязнения величину радиального прироста не следует рассматривать как призыв к отказу от апробированной методики.

Полевые исследования проводили в районе завода бытовой химии в г. Тосно (Ленинградская обл.) на трех пробных площадях. Объектом исследований были средневозрастные, среднеполнотные насаждения ели в коренном типе леса — ельнике-черничнике с незначительной примесью березы и осины и производительностью, соответствующей II классу бонитета (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика пробных площадей

Пробная площадь	Расположение относительно источника загрязнения; км, направление	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Запас, $м^3$/га	Число учетных деревьев, шт
A	0.65, юго-западное	23	24	260	37
B	0.75, северо-восточное	27	16	180	32
C	0.45, северо-западное	14	14	160	40

Сравнительно ограниченная площадь фитотоксичного действия пыли синтетических моющих средств (СМС) позволила изучить состояние древостоев с однородными лесорастительными условиями, но с четко выраженным различием в условиях загрязнения. Седиментация пыли СМС колеблется от 1.5 кг/(га·год) на пробной площади A до 4 кг/(га·год) на пробной площади C. Большое значение имеет положение пробных площадей относительно господствующего направления ветров. Так, площадь C расположена ближе всех к источнику загрязнения, но с подветренной стороны (господствующее направление ветров северо-восточное) и уровень загрязнения здесь минимальный; на площади B он выше, так как хотя она и дальше, но расположена по направлению господствующих ветров. Наивысший уровень загрязнения на пробной площади C. В основу дальнейшего анализа положены данные по радиальному приросту годичных колец ели, взятые в виде кернов по учетным деревьям на всех пробных площадях.

Главная трудность при использовании величины прироста для оценки реакции древостоев на внешние воздействия заключается в ее значительных вариациях у отдельных деревьев в фиксированный момент времени по разнообразным причинам как внешнего (прежде всего ценотического), так и внутреннего (прежде всего генетического) характера. Кроме того, имеют место еще более значительные вариации прироста от одного года к другому по причинам локального, регионального и даже глобального уровня. Наша цель — попытаться выявить общую реакцию прироста древостоев, заведомо испытывающих с известного момента времени атмосферный стресс, и ее интенсивность в разных зонах загрязнения. Преодолеть трудности, связанные с вариабельностью величины прироста, можно путем массового сбора первичной информации и ее специальной обработки. Во-первых, индексы радиального прироста рассчитываются индивидуально для каждого дерева в процентах от 5-летней скользящей средней индивидуальной нормы; во-вторых, прирост тех лет, когда имеет место антропогенное влияние, не участвует в расчетах скользящей средней нормы, а индексы для этих лет вычисляются на основе средней нормы за предшествующие 5 лет; в-третьих, весь диапазон изменения индексов радиального прироста разбивается на 11 категорий состояния и определяется распределение по ним общего числа деревьев насаждения. Шкала категорий состояния, используемая в дальнейшем анализе, имеет следующий вид:

Номер категории состояния	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Величина индекса радиального прироста, %	< 10	10—30	30—50	50—70	70—90	90—110	110—130	130—150	150—170	170—190	> 190

Полученное таким образом распределение деревьев по величине индекса радиального прироста дает точную картину последствий внешнего воздействия. В табл. 2 приведено распределение деревьев по шкале состояния за 1976—1986 гг. для пробной площади А. В последней графе табл. 2 дано число деревьев с нормальным и высоким приростом (величина индекса от 90 до 190 %), показано наличие внешнего травмирующего воздействия с 1979 г. и его нарастание вплоть

ТАБЛИЦА 2

Распределение деревьев по величине индекса радиального прироста (пробная площадь А, 1976—1986 гг.)

Год	Число деревьев в соответствующей категории состояния											Число деревьев в состояниях 5—10
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1976	0	0	0	1	7	19	8	2	0	0	0	29
1977	0	0	0	0	10	12	10	5	0	0	0	27
1978	0	0	0	2	6	16	8	4	1	0	0	29
1979	0	0	4	5	6	13	5	3	1	0	0	22
1980	0	2	8	7	7	6	3	3	2	0	0	14
1981	0	3	9	11	5	4	3	2	0	0	0	9
1982	0	2	9	14	7	3	1	1	0	0	0	5
1983	0	0	6	10	14	5	2	0	0	0	0	7
1984	0	3	8	10	13	3	0	0	0	0	0	3
1985	0	3	11	12	7	3	1	0	0	0	0	4
1986	1	8	14	8	5	1	0	0	0	0	0	1

до 1986 г. На рис. 1 представлены графики распределения деревьев по величине индекса радиального прироста за 1976 и 1986 гг. на пробной площади А.

При графическом анализе важными являются положение точки максимума распределения и его форма: смещение точки максимума левее 5-го состояния и соответствующее изменение формы кривой свидетельствуют о наличии внешнего травмирующего воздействия. В целом табл. 2. и рис. 1 дают картину явной потери прироста древостоем с момента начала антропогенного воздействия и побуждают предположить, что изменение численности деревьев (n), имеющих заданное состояние по величине индекса радиального прироста (α), происходит по следующему закону:

$$\frac{dn}{d\alpha} = k(\bar{\alpha} - \alpha)n - \varepsilon n, \qquad (1)$$

где $\bar{\alpha}$ — состояние с нормальной величиной индекса радиального прироста: в нашем случае $\bar{\alpha}=5$; k и ε — параметры уравнения, характеризующие соответственно разброс общей численности деревьев насаждения вокруг нормального состояния и интенсивность внешнего воздействия, а также асимметрию распределения деревьев по состояниям с различной величиной индекса радиального прироста. Из формулы (1) получаем

$$n = \bar{n}\exp\left(-\frac{k}{2}(\bar{\alpha} - \alpha)^2 + \varepsilon(\bar{\alpha} - \alpha)\right), \qquad (2)$$

где $\bar{n}$ — численность деревьев в нормальном состоянии.

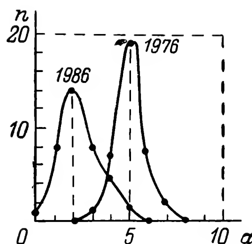


Рис. 1. Распределение деревьев по величине индекса радиального прироста на пробной площади А за 1976 и 1986 гг.

По оси абсцисс — номер состояния α, по оси ординат — число деревьев n.

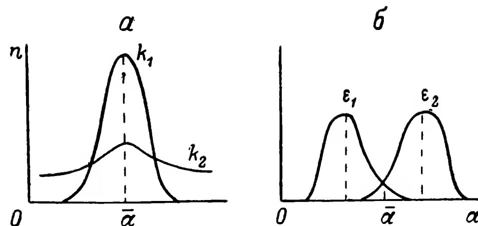


Рис. 2. Формы распределений деревьев по величине индекса радиального прироста при разном соотношении параметров k и ε.

а — $\varepsilon=0$, $k_1 > k_2$; *б* — $\varepsilon_1 > 0$, $\varepsilon_2 < 0$, k=const.

На рис. 2 представлена форма распределений деревьев по состояниям с различной величиной индекса радиального прироста при разном соотношении параметров ε и k. При $\varepsilon=0$ распределение симметрично относительно $\bar{\alpha}$ — нормального состояния с различным в зависимости от величины k разбросом вокруг него; при $\varepsilon > 0$ наблюдается смещение влево максимума распределения и соответствующая асимметрия; при $\varepsilon < 0$ — наоборот. Отметим, что при $\varepsilon < 0$ имеет место какое-либо положительное влияние на прирост древостоя. Параметры ε и k оценены на основе формулы (2) и данных по распределению деревьев по величинам индекса радиального прироста на трех пробных площадях; результаты приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Значения параметров ε и k

Год	Пробная площадь					
	A		B		C	
	ε	k	ε	k	ε	k
1976	0	1.58	0.13	0.88	0	0.43
1977	0	0.41	0.23	0.93	0	0.59
1978	0	0.62	0.56	0.54	0	0.40
1979	0.23	0.41	0.54	0.45	0.74	0.66
1980	0.09	0.18	0.68	0.26	0.37	0.19
1981	0.64	0.41	1.35	0.50	0.66	0.25
1982	0.91	0.51	1.84	0.75	2.68	0.72
1983	1.52	0.97	0.98	0.49	—	—
1984	2.04	1.14	2.41	0.69	—	—
1985	1.62	0.70	2.81	1.01	—	—
1986	2.35	0.92	3.69	1.07	—	—

Зная значения ε и k, можно рассчитать теоретически $n^{т}$ — распределение деревьев по шкале состояний — и сравнить с экспериментальными данными. В случае благоприятного исхода такого сравнения распределение, описываемое формулой (2), можно использовать для дальнейшего анализа реакции древостоя на действие атмосферного загрязнения. Теоретические значения численностей групп деревьев с различной величиной индекса радиального прироста вычисляли для каждого года по всем трем пробным площадям. Сравнение с данными прямых измерений производили по критерию Пирсона (Шмидт, 1984). Табличные значения критерия χ^2 в нашем случае следующие: высокой точности совпадения расчетов и данных измерений соответствует величина 15.507 при обычных требованиях к точности — 20.090. Если расчетное значение критерия меньше таб-

ТАБЛИЦА 4

Теоретическое распределение численности деревьев по шкале состояний и расчет критерия χ^2 (пробная площадь А, 1976—1986 гг.)

Год	Численность деревьев	Номер состояний											χ^2
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1976	$n^э$	0	0	0	1	7	19	8	2	0	0	0	
	$n^т$	0	0	0	1	9	19	9	1	0	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.444	0.000	0.111	1.000	0.000	0.000	0.000	1.555
1977	$n^э$	0	0	0	0	10	12	10	5	0	0	0	
	$n^т$	0	0	2	5	10	12	10	5	2	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	2.000	5.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000	9.000
1978	$n^э$	0	0	0	2	6	16	8	4	1	0	0	
	$n^т$	0	0	1	5	12	16	12	5	1	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	1.000	1.800	3.000	0.000	1.333	0.200	0.000	0.000	0.000	7.333
1979	$n^э$	0	0	4	5	6	13	5	3	1	0	0	
	$n^т$	0	0	4	9	13	13	8	4	1	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.000	0.000	1.778	3.769	0.000	1.125	0.250	0.000	0.000	0.000	6.922
1980	$n^э$	0	2	8	7	7	6	3	3	2	0	0	
	$n^т$	1	2	3	5	6	6	5	3	2	1	0	
	χ_i^2	1.000	0.000	8.333	0.800	0.167	0.000	0.800	0.000	0.000	1.000	0.000	12.100
1981	$n^э$	0	3	9	11	5	4	3	2	0	0	0	
	$n^т$	1	2	7	11	11	7	3	1	0	0	0	
	χ_i^2	1.000	0.500	0.571	0.000	3.273	1.286	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	7.630
1982	$n^э$	0	2	9	14	7	3	1	1	0	0	0	
	$n^т$	1	4	12	14	12	6	2	0	0	0	0	
	χ_i^2	1.000	1.000	0.750	0.000	2.083	1.500	0.500	1.130	0.000	0.000	0.000	7.963
1983	$n^э$	0	0	6	10	14	5	2	0	0	0	0	
	$n^т$	0	1	6	15	14	5	1	0	0	0	0	
	χ_i^2	0.000	1.000	0.000	1.667	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.667
1984	$n^э$	0	3	8	10	13	3	0	0	0	0	0	
	$n^т$	0	1	8	18	13	3	0	0	0	0	0	
	χ_i^2	0.000	4.000	0.000	3.555	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	7.555
1985	$n^э$	0	3	11	12	7	3	1	0	0	0	0	
	$n^т$	1	5	11	12	7	2	0	0	0	0	0	
	χ_i^2	1.000	0.800	0.000	0.000	0.000	0.500	2.106	0.000	0.000	0.000	0.000	4.406
1986	$n^э$	1	8	14	8	5	1	0	0	0	0	0	
	$n^т$	1	6	14	14	5	1	0	0	0	0	0	
	χ_i^2	0.000	0.667	0.000	2.571	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.238

личного, то расхождение теоретического и эмпирического распределений статистически незначимо. Результаты вычислений теоретического распределения численности деревьев по шкале состояний и сравнения с данными измерений на пробной площади А приведены в табл. 4.

В табл. 4 данные о численностях деревьев округлены до целых значений. Только в тех случаях, когда округленное теоретическое значение численности соответствующей группы равнялось нулю при ненулевых экспериментальных данных, вычисление критерия Пирсона осуществлялось на основе точных (неокругленных) значений теоретических численностей.

Данные табл. 4 позволяют сделать вывод о том, что теоретическое распределение деревьев по шкале состояний, основанное на соотношении (2), удовлетворительно соответствует данным измерений и может быть использовано для дальнейшего количественного анализа реакции древостоя на действие атмосферного загрязнения.

Для двух других пробных площадей результаты сравнения расчетов и экспериментальных данных аналогичны приведенным в табл. 4.

Хорошим показателем ухудшения распределения деревьев по величине индекса радиального прироста является смещение точки максимума распределения влево от нормы (рис. 1). Величина такого смещения может служить мерой токсического действия атмосферного загрязнения на древостой. Из формулы (1) легко определить координату точки максимума распределения α^*, положив $dn/d\alpha=0$:

$$\alpha^* = \bar{\alpha} - \frac{\varepsilon}{k}. \qquad (3)$$

Таким образом, положение максимума распределения определяется соотношением параметров ε и k: при $\varepsilon=0$ наибольшее число деревьев насаждения имеет нормальный прирост; в случае $\varepsilon > 0$, т. е. при наличии негативного воздействия, максимум смещается влево от нормы на величину ε/k и большинство деревьев насаждения имеет пониженный прирост; при $\varepsilon < 0$ — наоборот. В табл. 5 приведены оценки смещения точки максимума распределения деревьев по шкале состояний на трех пробных площадях; отрицательным соотношениям ε/k соответствует улучшение состояния древостоев.

Данные табл. 5 указывают на наличие и постепенное нарастание с 1979 г. неблагоприятного действия атмосферных загрязнений на древостои всех пробных площадей. Наиболее быстро теряет прирост древостой на пробной площади С, немного медленнее этот процесс идет на пробной площади В, еще медленнее — на А. Однако на всех трех пробных площадях древостои с течением времени теряют прирост. Если предположить, что величина ε/k линейно зависит от времени, т. е.

$$\varepsilon/k = at + b, \qquad (4)$$

где t — время, a и b — параметры регрессии, то можно сделать прогноз и определить момент времени, когда большинство деревьев потеряет прирост, т. е.

ТАБЛИЦА 5

Величина смещения (ε/k) точки максимума распределения деревьев по шкале состояний

Пробная площадь	Год										
	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986
А	0	0	0	0.56	0.50	1.56	1.78	1.57	1.79	2.31	2.55
В	—0.15	—0.24	—1.04	1.20	2.61	2.70	2.45	2.00	3.49	2.78	3.65
С	0	0	0	1.12	1.95	2.64	3.72	—	—	—	—

при $\varepsilon/k=5$. Для оценки тесноты линейной зависимости (4) определяли коэффициенты корреляции r; их отличие от нуля проверяли по критерию Стьюдента (Четыркин, 1977), для этого рассчитывали величину

$$\bar{t} = \frac{r\sqrt{m-2}}{\sqrt{1-r^2}} \tag{5}$$

(где m — число экспериментальных точек) и сравнивали с табличным значением критерия — 2.45. Превышение расчетной величиной табличного значения свидетельствовало о существенном отличии коэффициента корреляции от нуля и наличии линейной связи (4). Результаты анализа линейной зависимости величины смещения точки максимума распределения от времени и прогноз момента времени потери большинством деревьев прироста приведены в табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Анализ зависимости величины смещения максимума распределения от времени и прогноз года потери прироста большинством деревьев насаждений

Пробная площадь	Параметры регрессии		Коэффициент корреляции	$\bar{t}$	Год потери прироста большинством деревьев
	a	b			
A	0.25	0.68	0.86	4.13	1996—1997
B	0.24	1.78	0.74	2.71	1992—1993
C	0.85	1.08	0.99	52.36	1983—1984

Из табл. 6 видно, что величина смещения максимума распределения деревьев по шкале состояний обнаруживает статистически значимую линейную зависимость от времени. Прогноз состояния деревьев на перспективу (а положение точки максимума распределения является хорошим критерием их состояния) показывает, что со временем древостои на всех трех пробных площадях потеряют прирост. Причем в какой-то степени прогноз можно считать подтвержденным, так как на пробной площади С в настоящее время, в согласии с прогнозом, древостой почти полностью разрушен. Отметим также сильное влияние на состояние древостоев их расположения относительно розы ветров: пробная площадь А находится ближе к источнику выбросов (0.65 км), чем В (0.75 км), но последняя расположена в направлении господствующих ветров, поэтому древостои на ней раньше теряют прирост.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. С., Лайранд Н. И., Поповичев Б. Г., Яценко-Хмелевский А. А. Прогноз состояния древостоев, подверженных токсическому действию атмосферных загрязнителей. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1567—1571. — *Алексеев В. А.* Влияние атмосферных загрязнений на лесные экосистемы: оценка состояния лесов. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнениями: Тр. Советско-Американского симпозиума по проекту 02.03.21. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 36—39. — *Карпенко А. Д., Соловьев В. А.* Оценка и прогноз состояния древостоев в районах промышленного загрязнения. — Там же, с. 25—28. — *Меннинг У. Дж., Федер У. А.* Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 143 с. — *Смит У. Х.* Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 1985. 430 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Четыркин Е. М.* Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.

Ленинградская лесотехническая академия.
Получено 29 IV 1987.

УДК 58.002 : 581.162.1 Бот. журн., т. 73, № 6

Х. А. Алексеева

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ВЫЯВЛЕНИЕ МИРОЗИНОВЫХ КЛЕТОК В ГЕРБАРНОМ МАТЕРИАЛЕ

H. A. ALEXEYEVA. HISTOCHEMICAL IDENTIFICATION OF MYROSIN CELLS IN THE HERBARIUM MATERIAL

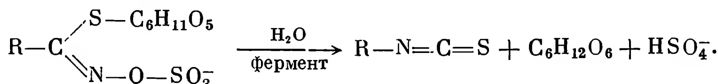
Методом гистохимии изучали возможность применения гербарного материала для обнаружения мирозиновых клеток. Исследованию подвергали листья пяти представителей сем. *Brassicaceae*. Мирозиновые клетки обнаружены у всех изученных видов. Показано, что гербарный материал наряду с живым и фиксированным вполне может быть использован для идентификации этих клеток в таксономических целях.

Присутствие специализированных мирозиновых клеток (идиобластов) в тканях растений является устойчивым таксономическим признаком. Выявление таких клеток в гербарном материале может играть важную роль при выяснении спорных вопросов систематики (Тахтаджян, 1987).

Мирозиновые клетки к настоящему времени изучены недостаточно. Наши знания об их структуре, функции, локализации в тканях и особенно распространении в мире растений весьма ограниченны. Анализ литературы показал, что некоторые общие, довольно отрывочные сведения, касающиеся мирозиновых клеток, имеются лишь в нескольких старых работах, выполненных на фиксированном (этанол, формалин и др.), реже живом материале и с привлечением в качестве теста орцин—HCl реактива или реакции Миллона (Heinricher, 1888; Schweidler, 1909, и др.). Единственный обстоятельный обзор по таким клеткам опубликован совсем недавно (Bones, Iversen, 1985). Работ с использованием гербарного материала практически нет.

Цель настоящего исследования — изучение возможности применения гербария для идентификации мирозиновых клеток.

Впервые мирозиновые клетки были описаны E. Heinricher (1884) у ряда растений, в том числе у *Maricandia arvensis* L. и *Sinapis alba* L. Они довольно широко распространены среди представителей семейств *Capparaceae*, *Limnanthaceae*, *Resedaceae*, *Moringaceae*, *Tropaeolaceae* и особенно *Brassicaceae*. На основании встречаемости и распределения в тканях растений делались попытки использовать их для деления семейства крестоцветных на секции (Heinricher, 1888; Schweidler, 1910, и др.). Мирозиновые клетки разнообразны по внешнему облику (округлые, вытянутые, амебоидные, разветвленные и т. д.), встречаются обычно в листьях, стеблях, семенах и плодах. Эти клетки являются местом синтеза и хранения мирозина (β-тиогликозидазы) — фермента, гидролизующего глюкозид синигрин до горчичного масла, глюкозы и сульфата:



$$R{-}C\begin{cases} S-C_6H_{11}O_5 \\ N-O-SO_3^- \end{cases} \xrightarrow[\text{фермент}]{H_2O} R{-}N{=}C{=}S + C_6H_{12}O_6 + HSO_4^-.$$

Поскольку фермент и субстрат в пределах ткани, а как показали исследования ряда авторов, и клетки пространственно разобщены и находятся в разных компартиментах (Iversen, 1970a; Matile, 1980), указанная реакция происходит только при нарушении проницаемости клеточных мембран или при поранении. Биохимические и физико-химические свойства мирозина в последние годы активно изучаются. Разрабатываются методы его выделения и очистки. В нескольких работах сообщалось о существовании в природе трех его изоферментов (Pihakaski, Iversen, 1976, и др.).

Известно, что молекула фермента содержит аминокислоту тирозин, обнаружение которой и лежит в основе большинства гистохимических методов иденти-

фикации. Например, специфическая цветная реакция с реактивом Миллона обусловливается наличием в структуре тирозина оксифенольного радикала, взаимодействующего с солями ртути с образованием комплексного соединения, окрашенного в кирпичный или оранжево-розовый цвет.

Материал и методика

Проводили методическую работу по выявлению мирозиновых клеток в гербарном материале, для сравнения результатов брали живой и фиксированный в этаноле (75 и 96 %) материал. Объектами исследования служили листья пяти видов сем. *Brassicaceae*: *Raphanus sativus* L., *Brassica oleracea* L., *B. napus* L., *Armoracia rusticana* L. и *Lepidium sativum* L. Кроме того, использованная в работе методика идентификации была апробирована на гербарном материале, полученном из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Исследовали листья четырех видов — *Physena madagascariensis* (*Physenaceae*), *Capparis herbacea* W. (*Capparaceae*), *Bretschneidera sinensis* Kemsl. (*Bretschneideraceae*) и *Sapindus attenuatus* Wall. (*Sapindaceae*).

Гербарий размягчали путем помещения в смесь этанол : глицерин : вода (1 : 1 : 1) при температуре 18—20 °C в течение 0.5—20 сут или путем кипячения в этой же смеси в течение 2—3 ч. Поперечные срезы листьев (толщиной 15—20 мкм) получали на замораживающем микротоме или ручным способом. При идентификации тирозинсодержащего белка (мирозина) использовали ряд гистохимических тестов, описанных в разных литературных источниках: реакцию Миллона в трех модификациях (с $HgSO_4$, по Бэкер, с насыщенным раствором $Hg(NO_3)_2$, по Бенсли и Гершу, и с металлической ртутью, по Джапаридзе), реагенты — орцин—HCl, Na_2MoO_4—H_2SO_4, формалин—H_2SO_4 и ксантопротеиновую реакцию (Джапаридзе, 1953; Пирс, 1962; Дженсен, 1965; Лилли, 1969; Паламарчук, Веселова, 1969, и др.). Кроме того, в работе применяли специфические (лактофенол-анилиновый синий и лактофенол-метиловый голубой) и неспецифические (толуидиновый синий, кислый фуксин и метиленовый синий—азур-2) красители.

Свободная, не связанная с белком, аминокислота тирозин и многие вещества фенольной природы способны давать с реактивом Миллона маскирующее окрашивание, которое затрудняет выявление истинной локализации мирозина в клетках ткани, поэтому их необходимо удалить еще до погружения срезов в реактив.

Для проведения реакции Миллона полученные срезы помещали на предметное стекло в каплю дистиллированной воды. Свободно плавающие или слегка подсушенные и закрепленные целлоидином (0.2%-й раствор в смеси абсолютного этанола и диэтилового эфира в равных соотношениях) срезы обрабатывали 3-кратно в течение 15 мин 5%-й трихлоруксусной кислотой для коагуляции белков и последующего удаления свободного тирозина. После этого их тщательно промывали дистиллированной водой, 96%-м этанолом (в течение 15 мин с неоднократной сменой раствора для освобождения от сопутствующих фенольных соединений), затем опять водой. Избыток жидкости каждый раз отсасывали кончиком фильтровальной бумаги. Положительный эффект на качество цитохимической реакции оказывало введение после этанола дополнительной промывки срезов смесью ацетона с этанолом в объемном отношении 3 : 1 (с целью удаления пигментов). Срезы помещали в каплю свежего реактива Миллона, приготовленного по одному из трех разных способов, накрывали покровным стеклом и ставили в термостат при температуре 60 °C в закрытом сосуде. Максимально устойчивое окрашивание достигалось через 1.5—2 ч нагревания. По истечении указанного времени срезы промывали водой (по методу Бэкер) или 2%-м раствором азотной кислоты (при использовании других модификаций), обезвоживали и заключали в глицерин или смесь последнего с желатином. Препараты просматривали под световым микроскопом.

В случае использования фиксированного в этаноле (75, 96 %) материала полученные на микротоме или ручным способом срезы промывали 96%-м этанолом, водой и затем проводили реакцию Миллона, как указано выше, без предварительной обработки их трихлоруксусной кислотой, поскольку коагуляция белков и извлечение из ткани мешающих реакции соединений предполагались в процессе фиксации. Чувствительность реакции Миллона очень высокая (1 : 20 000).

При проведении остальных гистохимических тестов срезы также отмывали (96%-й этанол и вода) от веществ, затрудняющих выявление мирозина (свободный тирозин и вещества фенольной природы). Затем часть срезов помещали в каплю свежеприготовленного раствора формальдегида в концентрированной H_2SO_4 (1 : 1), накрывали покровным стеклом и ставили в термостат при температуре 60°, через 40 мин быстро промывали водой, заключали в глицерин и сразу просматривали под микроскопом. Тирозинсодержащие белки (мирозин) давали с реактивом неустойчивое комплексное соединение изумрудно-зеленого цвета.

Другую часть срезов обрабатывали молибдатным реактивом (смесь 1%-го раствора Na_2MoO_4 с концентрированной H_2SO_4 в соотношении 1 : 1) и оставляли при комнатной температуре на 40 мин. Тирозинсодержащие белки окрашивались в ярко-сиреневый цвет, переходящий постепенно в фиолетовый. Образовавшееся при этом комплексное соединение с реактивом имело также нестабильный характер. Химизм двух последних реакций к настоящему времени до конца еще не выяснен.

В случае использования орцин—HCl реактива срезы в течение 15 мин выдерживали в 1%-м спиртовом растворе орцина, помещали в каплю концентрированной HCl, накрывали покровным стеклом и оставляли в термостате на 1.5 ч при 80°. После этого срезы промывали водой и заключали в глицерин. Тирозинсодержащие белки окрашивались в розовый цвет. Окраска препаратов сохранялась в течение многих месяцев.

В дополнение к указанным выше тестам проводили хорошо известную ксантопротеиновую реакцию на белки, имеющие в своем составе аминокислоты с непредельными циклическими кольцами (в том числе тирозин). Реакцию проводили стандартным способом. Срезы обрабатывали последовательно концентрированной HNO_3, водой и 10%-м раствором NH_4OH. Белки, содержащие в своем составе указанные аминокислоты, давали устойчивую темно-желтую или оранжевую окраску.

При окрашивании лактофенол-анилиновым синим или лактофенол-метиловым голубым срезы выдерживали в растворе красителя (0.05—0.1 %) в течение 10—25 мин, затем дифференцировали лактофенолом и заключали в глицерин. Тирозинсодержащие белки образовывали с реактивами стойкое соответственно синее или ярко-голубое окрашивание.

При использовании неспецифических красителей (0.1—1%-е растворы) продолжительность окраски обычно была 1—5 мин с последующей дифференциацией срезов водой.

Результаты и обсуждение

Проведенная методическая работа показала, что мирозиновые клетки у всех изученных видов сем. *Brassicaceae* выявляются почти одинаково как на живом и фиксированном, так и гербарном материалах. В таблице приведены результаты идентификации мирозиновых клеток у *Raphanus sativus*. Из нее видно, что используемые в работе реактивы неадекватно выявляли клетки, содержащие мирозин: одни во всех случаях давали очень четкое окрашивание (например, лактофенол-анилиновый синий и т. д.), использование же других было вообще

неэффективным (метиленовый синий—азур-2). Аналогичные данные получены и по остальным четырем видам семейства.

По внешнему облику мирозиновые клетки не отличались от смежных клеток, что делало практически невозможным их идентификацию без применения специальных гистохимических тестов (см. таблицу). Такие клетки в одиночку, реже группами по 2—3 дисперсно располагались в мезофилле листа (табл. I, II), но чаще всего были приурочены к слою палисадной ткани.

Идентификация мирозиновых клеток в листьях *Raphanus sativus* в зависимости от состояния исследуемого материала

Реактив, используемый при идентификации тирозинсодержащего белка	Состояние материала		
	живой	фиксированный (этанол)	гербарный
Реакция Миллона:			
по Бэкер (с $HgSO_4$)	++	++	++
по Бенсли и Гершу (с $Hg(NO_3)_2$)	+	+	+
по Джапаридзе (с металлической ртутью)	+	+	+
Ксантопротеиновая реакция	+	+	+
Лактофенол-анилиновый синий	++	++	++
Лактофенол-метиловый голубой	++	++	++
Молибдатный реактив	+—	+—	+—
Метиленовый синий—азур-2	—	—	—
Орцин—HCl	+	+	+
Толуидиновый синий	+—	—	—
Формальдегидный реактив	+—	+—	+—
Фуксин кислый	++	++	++

Примечание. «+» — реакция положительная, окрашивание стабильное, но довольно бледное; «++» — реакция положительная, окрашивание стабильное интенсивное; «+—» — реакция положительная, окрашивание нестабильное; «—» — реакция отрицательная.

Мирозиновые клетки выявлялись и в гербарном материале, полученном из Гербария БИН (*Capparis herbacea*, *Physena madagascariensis* и *Bretschneidera sinensis*) (табл. II). У *Sapindus attenuatus* подобные секреторные клетки в мезофилле отсутствовали, однако окрашивание клеток эпидермы (особенно замыкающие клетки устьиц) стабильно указывало на присутствие фермента. В мезофилле листа *Capparis herbacea* найдены еще и крупные овальной формы специализированные идиобласты, дающие положительную реакцию на мирозин (табл. II, *3*). Интересно отметить, что характерной особенностью мезофилла листьев *Bretschneidera sinensis* и *Sapindus attenuatus* является наличие, помимо мирозиновых, еще и нескольких рядов (от 1 до 4) танинсодержащих клеток (табл. II), затрудняющих идентификацию мирозина.

Кроме того, независимо от состояния изучаемого материала (живой, фиксированный или гербарный), вида растения и применяемого реактива положительная цветная реакция на мирозин всегда обнаруживалась в трахеальных элементах ксилемы и клетках склеренхимной обкладки проводящих пучков (табл. II).

В настоящей работе впервые собрано воедино большое число тестов, используемых разными авторами для обнаружения мирозина, и дана сравнительная их оценка (см. таблицу).

Из трех проверенных нами модификаций реакции Миллона для любого материала, в том числе гербарного, можно рекомендовать только мало известную модификацию Бэкер, которая показала высокую надежность и давала более интенсивное окрашивание по сравнению с другими модификациями (см. таблицу). Такие реактивы, как молибдатный (Na_2MoO_4—H_2SO_4) и формальдегид-

ный (формальдегид—H_2SO_4), при длительном воздействии значительно разрушали ткань, что ограничивало их применение.

Хорошие результаты при идентификации мирозиновых клеток получены с применением специфического красителя — лактофенола-анилинового синего. Как показала настоящая работа, вместо указанного дефицитного красителя можно успешно использовать лактофенол-метиловый голубой. Окрашивание препаратов кислым фуксином также давало положительный результат. В противоположность имеющимся литературным сведениям (Bones, Iversen, 1985) применение метиленового синего—азура-2 и толуидинового синего при идентификации мирозиновых клеток было безуспешным (см. таблицу).

Следует отметить, что продолжительное размачивание гербария (до 20 сут) в смеси этанол—глицерин—вода не приводило к заметному вымыванию мирозина из материала и не влияло на качество цитохимических реакций.

Физиологическая роль мирозина в клетке к настоящему времени окончательно неясна. Есть основания думать, что фермент полифункционален, помимо своей основной функции в осуществлении гидролиза глюкозидов (синигрина), выполняет роль запасного белка. Об этом свидетельствует, например, уменьшение содержания его в семенах в процессе прорастания (Bones, Iversen, 1985). Кроме того, мирозин, по-видимому, может участвовать в образовании предшественников веществ вторичной клеточной оболочки (Iversen, 1970b). В пользу последнего указывают и наши данные об обнаружении мирозина в трахеальных элементах ксилемы и клетках склеренхимной обкладки проводящих пучков, где происходит усиленный рост вторичной клеточной оболочки, и отсутствие его в тонких оболочках клеток мезофилла.

В последние годы появились биохимические данные, свидетельствующие о диффузном распределении мирозина в клетках и тканях некоторых растений (Pihakaski, Iversen, 1976, и др.). К сожалению, эти данные не всегда подкреплялись цитологическими исследованиями. Тем не менее вполне допустимо, что, локализуясь в определенных клеточных и субклеточных компартиментах (эндоплазматический ретикулум и периплазматическое пространство), фермент может существовать и вне специализированных мирозиновых клеток.

Как уже отмечалось выше, наличие мирозиновых клеток является важной цитологической характеристикой вида. Однако использование их в качестве самостоятельного или дополнительного систематического признака требует осторожности, поскольку мирозиновые клетки обнаружены пока у ограниченного числа семейств, большая же часть таксонов не изучена. При проведении широкомасштабных исследований следует применить ряд гистохимических тестов, апробированных в настоящей работе, и прежде всего реакцию Миллона в модификации Бэкер, а также окраску препаратов лактофенолом-анилиновым синим и лактофенол-метиловым голубым.

Таким образом, проведенная работа показала, что гербарный материал наряду с живым и фиксированным может быть использован для выявления мирозиновых клеток, что расширяет возможность применения методов цитохимии в систематических целях.

Автор выражает благодарность А. Л. Тахтаджяну, который явился инициатором настоящей работы и предоставил редкий гербарный материал для исследования, и А. Е. Васильеву за помощь в работе и руководство.

ЛИТЕРАТУРА

Джапаридзе Л. И. Практикум по микроскопической химии растений. М.: Сов. наука, 1953. 152 с. — *Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Лилли Р. Д.* Патологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 624 с. — *Паламарчук И. А., Веселова Т. Д.* Изучение растительной клетки. М.: Просвещение, 1969. 143 с. — *Пирс Э.* Гистохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 962 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Bones A., Iversen T. H.* Myrosin cells and myrosinase. —

Isr. J. Bot., 1985, vol. 34, N 2—4, p. 351—376. — *Heinricher E.* Über Eiweissstoffe-führende Idioblasten bei einigen Cruciferen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1884, Bd 2, S. 463—466. — *Heinricher E.* Die Eiweissschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadinen-Reihe. — Mit. Bot. Inst. Graz, 1888, N 1—2, S. 1—92. — *Iversen T. H.* Cytochemical localization of myrosinase (β-thioglucosidase) in root cells of *Sinapis alba.* — Protoplasma, 1970a, vol. 71, N 1, p. 451—466. — *Iversen T. H.* The morphology, occurrence and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae.* — Protoplasma, 1970b, vol. 71, N 1, p. 467—477. — *Matile Ph.* «The mustard oil bomb»: compartmentation of the myrosinase system. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1980, Bd 175, Hf 8—9, S. 722—731. — *Pihakaski K., Iversen T. H.* Myrosinase in *Brassicaceae.* Localization of myrosinase in cell fractions of roots of *Sinapis alba* L. — J. Exp. Bot., 1976, vol. 27, N 97, p. 242—258. — *Schweidler J. H.* Vergleichende Untersuchungen über *Sarracenia* und *Cephalotus follicularis* betreffs ihrer etwaigen systematischen Verwandtschaft. — Beih. Bot. Zbl., 1909, Bd 25, Hf 2, S. 490—539. — *Schweidler J. H.* Die Eiweiss-oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. nebst allgemeineren Bemerkungen über Cruciferen-Idioblasten. — Beih. Bot. Zbl., 1910, Bd 26, Hf 1, S. 423—475.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 XI 1987

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling Projekts / Ed. H. Ellenberg, R. Mayer, J. Schauerman. 1966—1986. 238 Abbildungen, 145 Tabellen. — Stuttgart: Ulmer, 1986. 507 p. (**Исследование экосистемы. Результаты проекта Золлинг** / Под ред. Г. Элленберга, Р. Майер, Ю. Шауерман. 1986)

T. A. RABOTNOV. (*A REVIEW*). ECOSYSTEM INVESTIGATION. THE OUTCOME OF THE ZOLLING PROJECT / ED. H. ELLENBERG, R. MAYER, J. SCHAUERMAN. 1986

В 1966 г. в ФРГ под руководством Г. Элленберга были начаты исследования по Международной биологической программе, которые продолжались по 1986 г. Исследования проводились в районе Золлинг (60—80 км к юго-западу от Ганновера), в пределах 460—500 м над ур. м. (Среднегорье), климат субокеанический монтанный, со среднегодовым количеством атмосферных осадков 1017 мм. Это область распространения буковых лесов на буроземах с выраженным гумусовым горизонтом типа модер, характеризующихся сильнокислой реакцией (pH 3.5—4.0 (H_2O)). Основными объектами изучения были следующие.

1. Буковый лес ожиковый (*Luzula luzuloides*) в возрасте деревьев 122 лет (в 1968 г.) — ассоциация Luzula—Fagetum typicum, Oxalis вариант.
2. Созданный путем посадки еловый лес седмичниковый (*Trientalis europaea*) в возрасте 84 лет (в 1968 г.).
3. Красно-овсяницево-трищетинниковый луг (Trisetum flavescentis hercynicum), где наблюдения проводились на трех вариантах опыта с внесением удобрений — контроль, PK, NPK.
4. Пашня — посев райграса многоцветкового (*Lolium multiflorum*).

Исследования проводились по очень широкой программе представителями различных научных дисциплин: климатологами, почвоведами, ботаниками, физиологами растений, микологами, микробиологами, зоологами — специалистами по различным таксономическим группам животных. Всего в проведении исследований приняло участие 120 человек. Большое внимание было уделено совершенствованию методики исследований. Первые результаты работ были опубликованы в книге под редакцией H. Ellenberg (Integral experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling project. 1971, Berlin: Springer; New York: Heidelberg). Результаты исследований публиковались и в последующих годах, всего было опубликовано свыше 300 статей, их перечень приведен в приложении к рецензируемой книге, которая представляет обобщение результатов, полученных за весь период проведения исследований. В обобщении приняли участие 27 человек из 17 исследовательских учреждений, расположенных в 15 городах. Следует отдать должное организаторским способностям Ellenberg, осуществившего руководство проведением исследований и обобщением их результатов.

Рецензировать книгу очень трудно из-за насыщенности ее разнообразным (относящимся к различным научным дисциплинам) фактическим материалом (основной текст составляет 440 с. большого формата и набран в два столбца). Поэтому представляется целесообразным дать лишь общее представление об этой очень ценной книге, обратив внимание только на некоторые факты и обобщения. В книге 9 глав. В первой определена цель организации исследований.

Во второй главе приведены данные об истории формирования растительности региона, о ее современном состоянии, а также климате и почвах. В третьей, одной из основных глав книги (с. 84—178), разносторонне рассмотрены изученные сообщества и их продукция. Отмечено значение вывалов деревьев и валежа в создании микрорельефа. Приведены данные о приросте бука и ели и его изменении в течение года и от года к году, а также данные об опаде, в том числе о резком сокращении его в семенные годы бука. Очень интересны результаты изучения массы тонких и тончайших (толщиной менее 2 мм) корней и вертикального их распределения. Особо охарактеризованы травяной и моховый ярусы (сезонный ритм, продукция). Весьма ценны данные об углекислотном обмене растений в буковом и еловом лесах и на лугу. Несколько менее подробно охарактеризован продукционный процесс на лугу и в посеве однолетнего райграса многоцветкового. Здесь, как и для лесов, приведены интересные данные о массе корней, а также о сезонном ритме, их возникновении и длительности жизни. По наблюдениям в луговом сообществе, средняя длительность жизни корней, возникших весной, равна 32 дн, а появившихся поздно летом и осенью — 225 дн.

Четвертая глава посвящена зоокомпонентам экосистемы (с. 179—266). В ней подробно охарактеризованы животные (в основном беспозвоночные) как в таксономическом, так и функциональном (фитофаги, зоофаги, сапрофаги) отношении. Во вводной части отмечено, что в состав биоценоза букового леса, вероятно, входит 1500—1800 видов животных. В результате же проведенных исследований обнаружено примерно 500 видов. Сопоставление этих цифр дает представление о трудностях выявления полного видового состава зообиоты.

Пятая глава (с. 267—322) включает характеристику грибов и бактерий, особенно в экосистеме букового леса, их участия в разложении и минерализации опада. Дано описание горизонта «подстилки» букового леса, охарактеризованы отдельные подгоризонты (L, F, H). Термин «подстилка», как справедливо отметил В. Н. Сукачев (1964), неудачен. Он, вероятно, возник в связи с тем, что крестьяне в странах Западной Европы в прошлом употребляли верхний горизонт лесных почв в качестве подстилки для скота. Поскольку этот горизонт представляет опад (в основном лиственный), находящийся в различных стадиях разложения, то его правомерно называть «опадогенным горизонтом». Приведены данные о сезонном ходе разложения опада микроорганизмами, о биомассе почвенных грибов и бактерий. Установлено, что масса грибов в 2—3 раза превышает массу бактерий в горизонтах, возникающих при разложении опада. Специальные исследования были проведены для выяснения степени разложения отдельных органических соединений в опаде, изменения ферментативной активности, минерализации азотсодержащих соединений. Несмотря на очень высокую кислотность, отмечена нитрификация, связанная, вероятно, с деятельностью грибов. В буковом лесу обнаружены плодовые тела 57 видов грибов, что характеризует относительную бедность видового состава микобиоты изученного букового леса; для сравнения упоминается, что в буковом лесу на известняках вблизи Гёттингена в состав микобиоты входит 200 видов. Очень интересны результаты наблюдений над сезонным изменением эктомикоризы бука. Установлено, что во второй половине лета гифы гриба проникают из межклетников коры корня внутрь клеток, где лизируются — эктомикориза превращается в эктоэндомикоризу.

Шестая глава (с. 323—355) — о превращении энергии в экосистеме. В ней рассмотрены использование растительным покровом энергии, поступающей с солнечной радиацией, употребление поглощенной энергии при фотосинтезе в буковом лесу, еловом лесу и луговом сообществе. В биомассе букового леса 87 % энергии содержится в древесине и коре, 12 — в корнях и только 1 — в листьях. В буковом лесу 43 % ассимилированной при фотосинтезе энергии используется на прирост деревьев, 55 поступает с опадом в распоряжение

сапротрофов, 2.2 потребляют фитофаги, в том числе филлофаги — 1.24, ризофаги — 0.74, сосущие — 0.3.

Седьмая глава (с. 356—374) посвящена использованию воды растениями в буковом и еловом лесах, поступающей с атмосферными осадками.

Очень содержательна восьмая глава «Запасы и потоки химических элементов» (с. 375—417). В ней приведены результаты анализов содержания отдельных химических элементов, включая Al, Fe, Rb, Sr, Ba, Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Zn, Cd, Sb, Hg, Ti, Pb, Bi, в стволах, ветвях, корнях различного диаметра, в опаде, а для ели — в хвое различного возраста. Для листьев (включая хвою) и опада анализы проводились в течение 6 лет. Из сравнения содержания элементов в зеленых листьях и в опаде можно получить представление о степени реутилизации растениями отдельных элементов. Очень интересны данные о химическом составе подгоризонтов L, F, H, которые дают возможность судить о прогрессирующем разложении и минерализации опада. Проанализированы результаты наблюдений о поступлении в лесные фитоценозы химических элементов с атмосферными осадками, о сезонном изменении их и об изменениях от года к году, а также при проникновении их через кроны деревьев и др.

В последней главе (с. 418—440) подведены итоги наблюдений. В ней Ellenberg сформулировано очень важное положение: «В природных экосистемах длительное выделение излишнего кислорода возможно лишь в условиях накопления органического вещества при недостатке воздуха или при образовании карбонатов, т. е. в болотах, заболоченных местах, в некоторых озерах и особенно в морях» (с. 430). Это положение имеет большое значение, поскольку в литературе, особенно популярной, нередко леса и другие растительные системы трактуются как «легкие планеты», выделяющие в атмосферу большое количество кислорода. Между тем в климаксовых системах, в том числе в лесных, где существует равновесие между созданием органического вещества и использованием его на дыхание всеми организмами, входящими в состав биоценоза, выделения избытка кислорода не происходит. Избыток кислорода выделяется лишь там, где нетто-продукция автотрофов превышает продукцию, используемую гетеротрофами, что наблюдается в серийных фитоценозах, а также при отчуждении человеком части продукции, например, на лугах и особенно, как справедливо отмечает Ellenberg, при накоплении органического вещества в результате заболачивания, а также при образовании кислого гумуса.

Заканчивая рецензию, следует отметить, что вряд ли где-либо были проведены столь разносторонние комплексные (биогеоценотические) исследования, как в Золлинге под руководством Ellenberg. Рецензируемая книга — большая ценность для представителей ряда научных дисциплин, работающих как в исследовательских учреждениях, так и в вузах. Книга превосходно иллюстрирована, содержит обширный (около 1000 названий) и очень важный список использованной литературы, а также предметный указатель.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 9 VI 1987.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (517.3)

A. Pacyna. Vegetation of the Sant Valley in the Khangai Mountains (Mongolia). — Fragmenta floristica et geobotanica. An. XXX, Pars 4, 1984 (1986), s. 313—451. **(А. Пацина. Растительность долины Сант в горах Хангая (Монголия).** 1986)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*)

Рецензируемая монография продолжает серию публикаций результатов совместной Польско-Монгольской географической экспедиции. От выпущенных ранее изданий, из которых коллективная монография о геосистемах сухих степей («Mongolian dry steppe geosystems. . .», 1983) рецензировалась на страницах «Ботанического журнала» (Миркин, 1985), эта книга отличается полностью ботаническим содержанием. По результатам полевых исследований, выполненных в 1974 и 1975 гг., автор детально характеризует флору и растительность небольшой (площадь 3 км^2, длина 3580 м, перепады высот от 2718 до 2020 м над ур. м.) долины Сант. Тщательность изучения флоры и растительности этого ключевого участка сочетается с очень полным анализом литературы, причем вполне оправдан акцент на советских изданиях. Из общего списка в 203 публикации 113 представляют работы советских исследователей. А. Пацина широко использует работы В. И. Грубова, А. А. Юнатова, Е. М. Лавренко, З. В. Карамышевой и др.

Во Введении (I) приведена геоботаническая карта долины, 19 номеров легенды которой в целом соответствуют рассматриваемым далее типам сообществ. Масштаб карты (1 : 10 000) позволил обойтись без привлечения территориальных единиц и нанести на топографическую основу «чистые» типы сообществ. В главе II «Цели и методы исследований» указывается, что в их основу положено 92 полных геоботанических описания, 79 из которых были выполнены непосредственно в долине Сант и 12 — в соседней долине Цаган-Турутуин-гол. При определении гербария (работа была выполнена до публикации «Определителя» В. И. Грубова, 1982) [1] было использовано значительное количество «флор», в том числе «Флора СССР» (1934—1964), «Флора Казахстана» (1956—1966), «Флора Таджикистана» (1957—1981), «Флора Средней Сибири» (Попов, 1957), «Флора Центральной Сибири» (1979), и целый ряд монографий, посвященных отдельным таксонам. Автор непосредственно консультировалась у ведущих специалистов БИНа и других научных учреждений СССР и благодарит за помощь в определении гербария Е. Б. Алексеева, В. И. Грубова, Т. В. Егорову, Р. В. Камелина, В. В. Письяукову, Н. С. Филатова, Н. Н. Цвелева, О. В. Черневу.

В главе III дана краткая характеристика природных условий со ссылкой на специальную монографию о природе долины Сант (Starkel, Kowalkowski, 1980).

В главе IV приведен конспект флоры, включающий 295 видов из 43 семейств. При анализе флоры (глава V) подчеркнута ее относительная бедность (вся флора Хангая составляет 1485 видов). Статистический анализ сходства флоры долины с флорами других районов — Танну-Ула (Khanminchun, 1977), Прихубсугулье (Батраева и др., 1976), побережье Байкала (Попов, Бусик, 1966), Становое нагорье (Малышев, 1972), плато Путорана (Малышев, 1976), Ары-Мас (Норин, 1978), Орок-Нуур (Грубов, 1955), Гобийский Алтай (Грубов, 1955), Сунтар-Хаят (Юрцев, 1966), Тарбагатай (Степанова, 1962) — показал ее тяготение к умеренным флорам Сибири. Этот вывод, сделанный на основе сравнения по ранговому коэффициенту Кэндела спектров 10 ведущих семейств, разумеется, носит чрезмерно общий характер, так как сами по себе семейства обла-

---

[1] Цитируемые автором источники в библиографию к рецензии не включены.

дают достаточно широкими географическими и экологическими ареалами и соответственно могут включать разные виды. Тем не менее бореальный характер флоры долины Сант очевиден и объясняется автором высотой над уровнем моря, которая обусловила распространение лесов и горных степей. Чувствуя недостаточность такой аргументации, автор считает, что по экологическим условиям и физиономии растительность долины Сант все же ближе к центральноазиатской, чем к сибирской. Приводится список 42 высокогорных видов, входящих в состав изученной флоры. Отмечено 6 синантропных видов (*Urtica cannabina*, *Chenopodium album*, *Axyris hybrida*, *Leptopyrum fumarioides*, *Lepidium densiflorum*, *Saussurea amara*) и показано преобладание во флоре гемикриптофитов и криптофитов. Подчеркнуты особенности фенологии растительности долины, связанные с укороченностью вегетационного сезона и отсутствием фенологической весны. Кривая цветения сообществ одновершинна, с пиком в середине лета (глава VI).

Глава VII «Растительные сообщества» дополняется фитоценологическими таблицами, в их числе одна синоптическая и 5 таблиц конкретных описаний. Автор выполнила обработку в соответствии с установками метода Браун-Бланке, но в силу отсутствия готовой синтаксономии для растительности МНР и полного несоответствия установленных типов сообществ системе центральноевропейских фитоценологов ограничилась выделением безранговых типов, использовав для их номенклатуры эколого-топографические и физиономические признаки. Такое решение вопроса в данном случае было единственно возможным, и в перспективе многие из установленных Пациной единиц могут получить статус от субассоциации до союза.

Приведем полностью продромус установленных единиц.

1. Сухие степи
   1.1. Сухие степи предгорий
      1.1.1. Сухие степи предгорий с *Astragalus galactites*
   1.2. Горные сухие степи
      1.2.1. Горные каменистые степи с *Oxytropis tragacanthoides*
      1.2.2. Сообщества Elymus sibiricus—Aquilegia viridiflava
      1.2.3. Сообщества Artemisia glauca
      1.2.4. Переходные сообщества
         1.2.4.1. Переходные сообщества между 1.1.1 и 1.2.1
2. Сообщества с высокогорными элементами (луговые степи, лиственничные леса и высокогорные злаковники)
   2.1. Горные степи с *Helictotrichon schellianum* и *Carex pediformis*
   2.2. Высокогорные злаковники с *Kobresia bellardii*
   2.3. Лиственничные леса
3. Луга
   3.1. Сухие луга
      3.1.1. Луга с *Plantago depressa*
      3.1.2. Луга с *Iris lactea*
   3.2. Влажные луга с *Agrostis trinii*
   3.3. Болотца на выходах грунтовых вод с *Primula nutans* и *Pedicularis longiflora*
4. Осинники с *Populus tremula*
5. Сообщества Veronica incana—Galium verum
6. Синантропные сообщества

Все выделенные типы сообществ охарактеризованы с приведением таблиц, которые содержат от 1 до 16 описаний, причем установлены группы дифференцирующих видов для единиц всех уровней (несмотря на неопределенность их синтаксономического ранга). Таким образом, перед нами идеально выполненная «заготовка» для дальнейшего синтаксономического анализа. В целом автором хорошо уловлены экологические градиенты, влияющие на состав растительности

(высота над уровнем моря, экспозиция, скелетность почвы, вечная мерзлота, грунтовые воды, насыщение почвы основаниями) и показаны специфические особенности сообществ разных типов растительности. Неясно лишь, почему степное сообщество Veronica incana—Galium verum помещено в конце списка, а не вместе с близкими к нему по видовому составу горными степями и остепненными (сухими) лугами.

Главы VIII—XIII посвящены обсуждению выявленных типов сообществ, закономерностей их экологии и географии. При этом вновь Пацина привлекает значительную литературу, по преимуществу советскую, причем в некоторых случаях (при обсуждении лесных сообществ) она даже избыточна, так как широкий экскурс в литературу о лесах Южной Сибири и Монголии в данном случае является излишним.

Основные положения содержания этих глав можно свести к следующим.

1. Монгольские, забайкальские и якутские степи близки по флористическому составу и резко отличаются не только от центральноевропейских степей, но и от степей казахстанского типа. По этой причине они не могут быть отнесены к классу Festuco-Brometea и для их систематизации потребуется несколько специфических классов.

2. «Горные степи» — достаточно гетерогенная группа сообществ, которая может быть подразделена на горные сухие и горные луговые степи, что в целом соответствует представлениям Лавренко и Карамышевой. Видами, дифференцирующими горные луговые степи, являются *Potentilla crebridens*, *Campanula turczaninovii*, *Pedicularis rubens*, *Helictotrichon schellianum*, *Pulsatilla ambigua*, *Galium verum*, *Carex pediformis*.

3. Предгорные степи с *Astragalus galactites* не являются сухими степями в их типичном выражении, а носят переходный характер, так как в их составе сочетаются типичный вид горных степей с *Festuca lenensis* и сухостепные виды *Heteropappus altaicus*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Convolvulus ammanii*, *Haplophyllum dauricum*, *Astragalus galactites*.

4. Описанные лиственничные леса не могут быть отнесены к классу хвойных лесов Vaccinio-Piceetea и представляют специфический южный вариант какого-то нового класса, соответствующего «подтаежным лесам».

5. Для долины Сант характерна резкая асимметрия, обязанная экспозиции склонов. Вечная мерзлота развита лишь на северном склоне, где соответственно развиваются лиственничные леса, а по южному склону на той же высоте формируются горные степи с *Oxytropis tragacanthoides*.

6. Внутри долины могут быть выделены 2 высотные зоны — предгорных степей и горных степей и лиственничных лесов.

7. В соответствии с районированием, разработанным Карамышевой и Д. Банзрагчем (1976), долину следует отнести к Южно-Хангайскому району низких и средних гор южно-хангайской подпровинции хангайской провинции горных степей Евразиатской степной области.

8. Долина Сант является ландшафтом, который хорошо представляет растительность Южного Хангая как крупного геоботанического района со своими закономерностями сложения растительного покрова.

9. Несмотря на удаленность долины от постоянных поселений аратов, она испытывает достаточно интенсивное влияние антропогенного пресса, в результате чего поднимается верхняя граница леса и развиваются процессы пастбищной дигрессии и почвенной эрозии в степной растительности.

Общая оценка книги высокая. Безупречно тщательно и грамотно охарактеризована растительность небольшого, но интересного в ботанико-географическом отношении ландшафта и выявлены закономерности изменения флористического состава, которые в дальнейшем могут быть использованы для флористической классификации растительности. Обращает на себя внимание полное соответствие единиц, выделяемых на флористической основе, и подразделений

растительности с использованием эколого-физиономического подхода, традиционного для советского степеведения.

Книга Пацины — свидетельство плодотворного научного сотрудничества в рамках СЭВ по изучению природы Монголии.



ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М. (Рец.) Mongolian dry steppe geosystems. A case study of Gurvan Turuu area. Results of the Polish-Mongolian Physico-Geographical Expedition. Vol. 3 Geographical studies, special issue. N 2, 1983. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 137—140. — *Mongolian* dry steppe geosystems. A case study of Gurvan Turuu area. Results of the Polish-Mongolian physico-geographical expedition. Vol. 3. Geographical studies, special issue. N 2. Eds. A. Breymeyer, K. Klimek. Wroclaw: Polish Academy of Sciences. Institute of Geography and Spatial Organization, 1983. 123 p.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный университет,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 5 VI 1987.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3/477/58/208

VIII СЪЕЗД УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (ИВАНО-ФРАНКОВСК, 12—14 МАЯ 1987 Г.)

V. N. MINARCHENKO. THE VIII-th CONGRESS OF THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (IVANO-FRANKOVSK. MAY 12—14, 1987)

С 12 по 14 мая 1987 г. в г. Ивано-Франковске проходил VIII съезд Украинского ботанического общества (УБО), который подвел итоги научной и организационной деятельности общества за период, прошедший со времени проведения VII съезда (1982 г.). На съезде было обсуждено состояние развития основных направлений современной ботанической науки на Украине и определены пути интенсификации ботанических исследований в свете решений XXVII съезда КПСС, январского пленума ЦК КПСС и апрельского пленума ЦК КПУ.

Проведение съезда УБО в г. Ивано-Франковске обусловлено необходимостью ознакомления украинских ученых-ботаников с современным состоянием охраны природы украинских Карпат. В работе съезда приняло участие 175 делегатов УБО и гостей.

Съезд открыл президент УБО К. М. Сытник. Он указал на основные вопросы, требующие глубокого обсуждения на съезде. После избрания рабочих органов с приветствием к делагатам съезда обратился секретарь Ивано-Франковского областного комитета КП Украины **Р. Ю. Артеменко.**

Делегаты съезда заслушали доклады ведущих ботаников Украины. Вице-президент УБО **А. М. Гродзинский** в своем докладе раскрыл взаимосвязь интродукции растений с научно-техническим протрессом. Он подчеркнул, что введение в культуру нового высокопродуктивного растения равноценно научно-техническому открытию, так как повышает продуктивность труда в сельском или лесном хозяйстве, содействует решению продовольственной или сырьевой проблемы с меньшей затратой материальных и трудовых ресурсов.

Большой интерес делегатов и гостей съезда вызвал доклад **И. А. Дудки** «О месте грибов в макросистеме органического мира», в котором рассмотрены вопросы выделения грибов в самостоятельное царство. Основные проблемы геоботаники на современном этапе ее развития раскрыл в своем докладе **Ю. Р. Шеляг-Сосонко.** По мнению докладчика, в настоящее время существует необходимость более глубокого анализа современной парадигмы в геоботанике, которой, как утверждает большинство геоботаников, является континуализм. Он подчеркнул, что при более глубоком анализе эта парадигма противоречит ряду теоретических положений, которые утвердились в современной геоботанике.

Доклады о состоянии и перспективе развития отдельных отраслей ботанической науки на Украине представили **Е. Г. Судьина** («Современные задачи развития биохимии растений»), **Б. В. Заверуха** («Вопросы биоквантированности фитобиоты»), **Н. П. Масюк** («Альгология на пути в третье тысячелетие»), **В. Д. Савицкий** («Актуальные направления развития палинологии»), **Е. Л. Кордюм** («Проблемы и перспективы современной цитологии растений»), **О. А. Немченко** («Вопросы компьютеризации и использования методов математики в ботанических исследованиях»), **В. И. Комендар** («Проблема охраны генофонда растений»).

С проблемным докладом о состоянии украинских черноземов выступил **А. П. Травлеев.** Он указал на причины, вследствие которых возникает деградация черноземов, и внес конкретные предложения по решению данной проблемы на Украине.

Делегаты съезда заслушали отчет о работе УБО за 1982—1986 гг. (К. М. Сытник) и отчет ревизионной комиссии УБО (В. В. Протопопова). Проведено избрание на новый срок совета УБО в количестве 71 человека. Из его состава делегаты съезда избрали президента УБО (К. М. Сытник), вице-президентов (М. А. Голубец, Ю. Ю. Глеба, И. А. Дудка, Б. В. Заверуха, А. П. Травлеев), ученого секретаря (В. Н. Минарченко). Избраны президиум совета УБО в количестве 16 человек (Ю. Ю. Глеба, И. А. Дудка, К. М. Сытник, А. М. Гродзинский, Е. М. Кондратюк, Б. В. Заверуха, М. А. Голубец, Ю. М. Прокудин, Т. М. Черевченко, В. Н. Минарченко, Ю. П. Войтюк, В. П. Гаевая, А. В. Чернявский, П. М. Царенко, А. П. Травлеев, С. Ю. Попович) и ревизионная комиссия (В. В. Протопопова, В. П. Гелюта, Н. М. Федорончук, И. В. Друлева, Р. И. Бурда).

VIII съезд принял резолюцию, где отметил, что в отчетный период усилия украинских ботаников были сосредоточены на вопросах рационального природопользования и защиты окружающей среды, решение которых существенно влияет на дальнейшее развитие экономики нашей страны. Проделана большая работа советом УБО по выполнению решений, намеченных VII съездом УБО, в том числе по увеличению числа членов общества, повышению уровня научных разработок, более активному внедрению основных результатов в народное хозяйство республики.

В подразделениях УБО проводилось углубленное и расширенное флористическое, систематическое и экологическое изучение растений. Большое внимание уделялось вопросам охраны, рационального использования и восстановления растительного покрова Украины. Проведена значительная работа по пропаганде ботанических и природоохранных знаний среди населения республики, особенно среди молодежи. Отмечен положительный опыт работы Харьковского, Донецкого, Ивано-Франковского отделений УБО, секций альгологии, микологии, фитопатологии и растительности Киевского отделения УБО. Указано на недостатки в работе секций дендрологии и акклиматизации, экологии и охраны растительности а также Винницкой, Ровенской и Тростянецкой групп УБО.

За отчетный период редколлегия УБО издала сборник кратких научных сообщений «Флора и растительность Украины», «Тезисы докладов VIII съезда УБО», «Справочник УБО», сборник «Вопросы фитобиологии», ежегодно публиковался план работы УБО; деятельность общества освещалась на страницах «Украинского ботанического журнала» и «Ботанического журнала».

Съезд единодушно одобрил деятельность совета УБО, президиума совета и ревизионной комиссии за период с 1982 г. В постановлении съезда указано, что основными задачами на предстоящее пятилетие являются:

— концентрация усилий членов общества на дальнейшее углубленное изучение актуальных проблем рационального использования, преобразования и охраны растительного мира, внедрение полученных результатов в практику народного хозяйства;

— популяризация достижений отечественной и зарубежной ботанической науки с целью повышения ее престижа, привлечения в науку талантливой молодежи, для чего необходимо создать при президиуме УБО комиссию по пропаганде ботанических знаний;

— широкая и повсеместная пропаганда научных основ охраны растений, пресечение всех случаев варварского отношения к природе, проведение бесед в школах, учреждениях о важности бережного отношения к богатствам природы.

Съезд наметил основные задачи вновь избранного совета УБО, его президиума:

— улучшить издательскую деятельность, преимущественное право публикации в сборниках предоставлять более интересным работам молодых исследователей;

— всемерно содействовать повышению уровня преподавания ботанических дисциплин в средней школе, специальных средних и высших учебных заведениях;

— обеспечить эффективное содружество науки и производства в области основных разделов ботаники.

Съезд считает необходимым провести пересмотр состава УБО с учетом активности членов общества, освободиться от людей случайных, безынициативных. Впредь принимать в УБО лучших представителей, положительно зарекомендовавших себя в науке и популяризации ботанических знаний.

Президиуму УБО поручено решить ряд вопросов, связанных с повышением уровня преподавания ботанических дисциплин в высших учебных заведениях республики; организовать проведение конкурса на лучшую работу по пропаганде ботанических знаний; разработать систему мероприятий по поощрению членов Общества за хорошую работу. Намечены конкретные задачи по изучению современного состояния экосистемы Днепра с целью создания здесь национального парка.

В. Н. Минарченко.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 2 IX 1987.

ИНФОРМАЦИЯ

МЕЖДУНАРОДНАЯ ФЕДЕРАЦИЯ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ОБЩЕСТВ

V. V. UKRIANTSEVA. INTERNATIONAL FEDERATION OF PALYNOLOGICAL SOCIETIES (IFPS)

Международная федерация палинологических обществ (IFPS) является федерацией региональных, национальных, лингвистических и специальных палинологических организаций мира. Ее цель — совершенствовать знания в палинологии посредством международной кооперации и контактов между учеными всех регионов и стран. Коллективными ее членами является 21 общество — Американская ассоциация палинологов-стратиграфов (AASP), Комитет африканских палинологов (ACP), Группа британских микропалеонтологов, Палинологическая секция (BPS), Организация чехословацких палинологов (OCP), Секция и комиссия советских палинологов Ботанического и Палеонтологического обществ (SPC) и т. д. Каждый палинолог входит в IFPS посредством членства в той или другой конкретной организации. Таким образом, в IFPS представлено более 3000 палинологов всех стран мира. IFPS объединена с Международным союзом геологических наук и Международным союзом биологических наук.

Международная организация палинологических обществ развилась из Международного комитета палинологии (1966 г., Утрехт, Нидерланды). Ее символом является полиада пыльцевых зерен рода *Acacia* (*Mimosaceae*). *Acacia* — большой род (около 800 видов), ископаемые его находки датируются эоценом. Современные виды широко распространены в тропических и субтропических районах Земли и имеют важное экономическое значение. Своеобразный облик пыльцевых зерен акации принят в качестве эмблемы IFPS. Управляется IFPS Советом, состоящим из президента, трех, назначаемых им вице-президентов, членов Совета, секретаря-казначея. На VI Международной палинологической конференции (*Calgary*, 1984) президентом нашей международной организации избран профессор, доктор *D. Colin Mc Gregor* (Геологическое общество Канады, Оттава). В состав Совета избраны доктор Е. Д. Заклинская (ГИН, Москва) и доктор А. Ф. Хлонова (ИГ и ГСО АН СССР, Новосибирск), которая назначена вице-президентом.

IFPS или ее предшественники организовали и провели 6 международных палинологических конференций (*Tucson*, 1962; *Utrecht*, 1966; *Novosibirsk*, 1971; *Lucknow*, 1976—1977; *Cambridge*, 1980; *Calgary*, 1984). Очередной VII Международный палинологический конгресс будет работать с 28 августа по 2 сентября 1988 г. в г. Брисбен, Австралия. В его научную программу включены следующие основные проблемы.

Методы обработки
Номенклатурные системы
Определения и систематические методы
Банки данных и реконструкции
Развитие пыльцы и биохимия
Эволюционные морфо-тренды у палиноморф
Ультраструктура палиноморф
Палеоэкология и палеосреда
Реконструкции растительности и климата
Происхождение и эволюция покрытосеменных
Точность в стратиграфической палинологии
Микрофитопланктон
Мелисопалинология
Аэробиология и аллергенные исследования

Решение о месте проведения следующего Международного палинологического конгресса будет, по-видимому, принято в г. Брисбен.

Украинцева В. В.,
председатель Палинологической секции ВБО.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

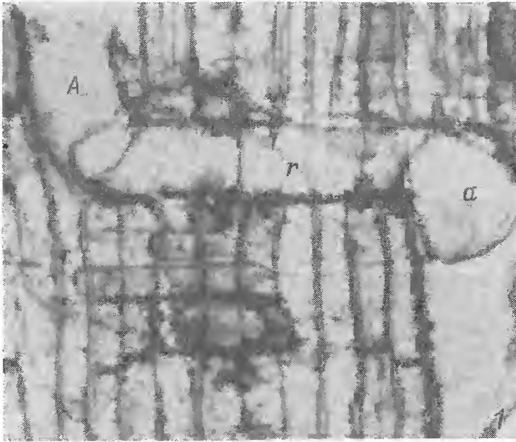








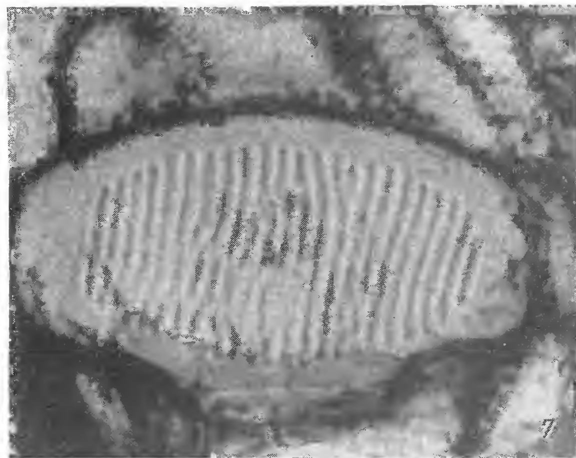
Таблица.

1 — *Annona glabra* (*Annonaceae*). Радиальный срез. Радиальный сосуд *r*, составленный из двух члеников, расположенных на одном уровне, связывает 2 осевых членика *A* и *a* через перфорации на своих тангентальных стенках. ×140 (по Botosso, Gomes, 1982). *2* — *Duguetia lanceolata* (*Annonaceae*). Радиальный срез, показывающий радиальный членик сосуда, прилегающий к вышерасположенному осевому членику сосуда перфорацией на тангентальной стенке и к другому, нижерасположенному осевому членику перфорацией на тангентальной стенке. ×190 (по Botosso, Gomes, 1982). *3* — *Duguetia lanceolata* (*Annonaceae*). Тангентальный срез. Многорядный луч, в котором один ряд перфорированных клеток луча соединяют 2 вертикальных членика сосуда — один сдвинут по оси от другого (что и вызвало появление перфорированных лучевых клеток). ×190 (по Botosso, Gomes, 1982). *4* — *Sloanea lasiocoma* (*Flacourtiaceae*). Тангентальный срез. Однорядный луч, лучевая клетка с лестничной перфорационной пластинкой на тангентальной стенке. ×569 (по Teixeira, 1983).

К с. 788







Продолжение таблицы

5 — *Sloanea lasiocoma* (*Flacourtiaceae*). Тангентальный срез. Ряд из трех перфорированных лучевых клеток, пересекающих многорядный луч. ×200 (по Teixeira, 1983). 6 — *Sloanea lasiocoma* (*Flacourtiaceae*). Радиальный срез. Перфорированная лучевая клетка с перекладинами лестничной перфорационной пластинки, расположенными вертикально. ×290. (по Teixeira, 1983). 7 — *Casearia obliqus* (*Flacourtiaceae*). Радиальный срез. Перфорированная клетка луча с простой перфорацией на радиальной стенке. ×360 (по Teixeira, 1983)-

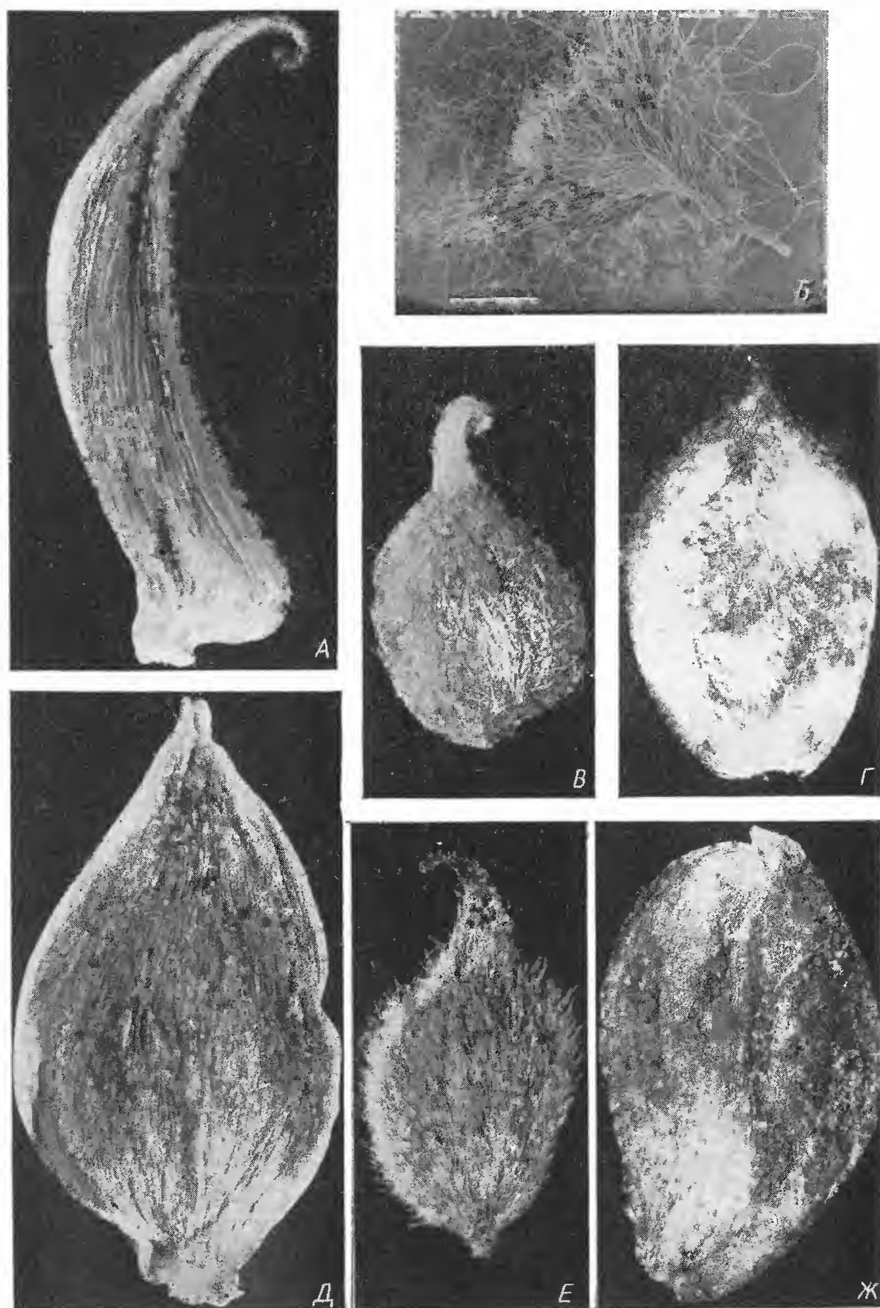


Таблица I. Общий вид орешков видов рода *Anemone*.

А — *A. rivularis*, *Б* — *A. vitifolia*, *В* — *A. obtusiloba* subsp. *omalocarpella*, *Г* — *A. smithiana*, *Д* — *A. elongata*, *Е* — *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, *Ж* — *A. demissa*. (×13).

1/2 13ак. 221

К с. 805

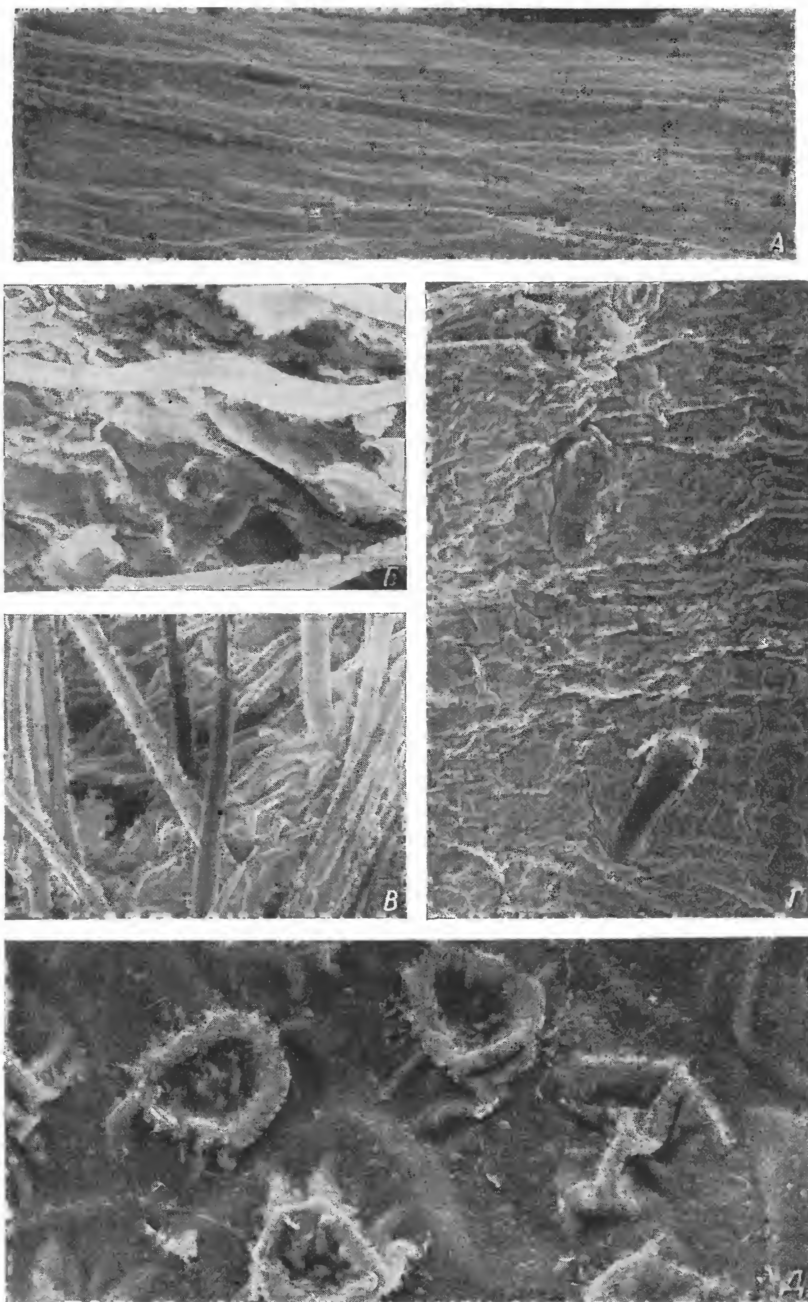
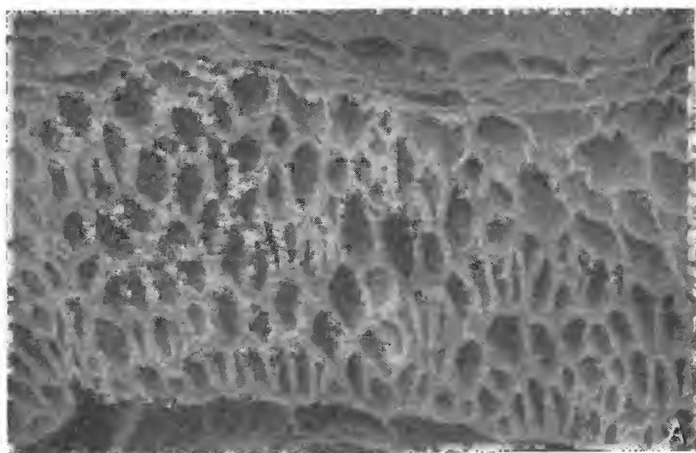
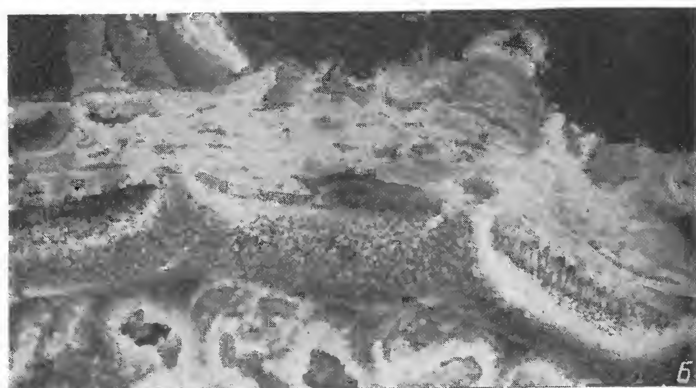


Таблица II. Поверхность орешков видов рода *Anemone*.

А — *A. rivularis*, ×100; *Б* — *A. vitifolia*, ×540; *В* — *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, ×200; *Г* — *A. polyanthes*, ×540; *Д* — *A. demissa*, ×540.





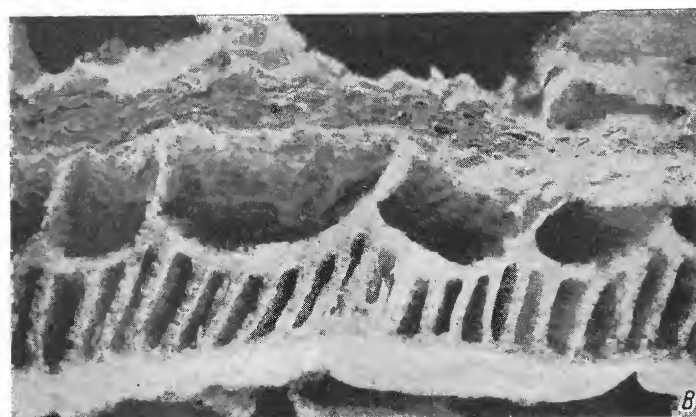
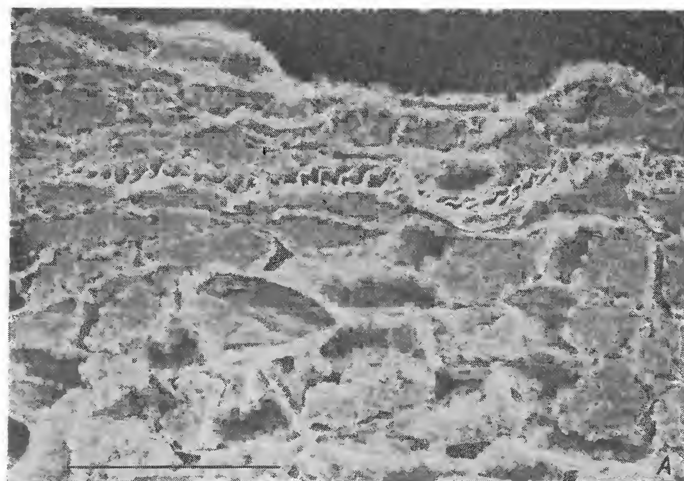
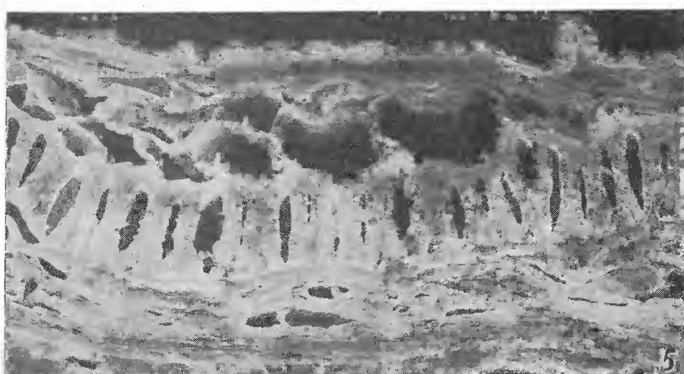


Таблица III. Поперечные срезы перикарпия и семенной кожуры видов рода *Anemone*.
А — *A. rivularis*, ×320; *Б* — *A. vitifolia*, ×660; *В* — *A. rupicola*, ×660.





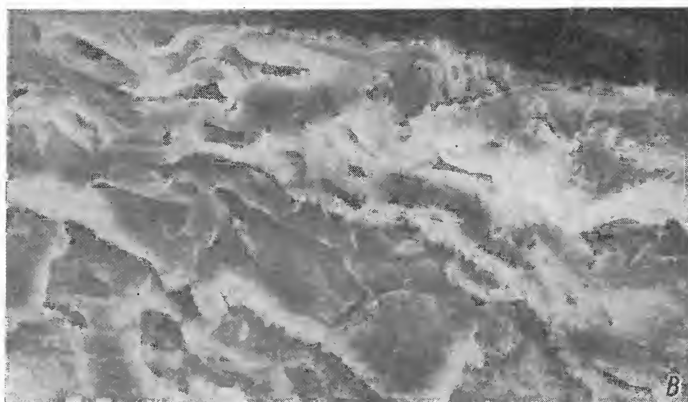


Таблица IV. Поперечные срезы перикарпия и семенной кожуры видов рода *Anemone*.
А — *A. obtusiloba* subsp. *obtusiloba*, ×320; *Б* — *A. demissa*, ×660; *В* — *A. begoniifolia*, ×660.

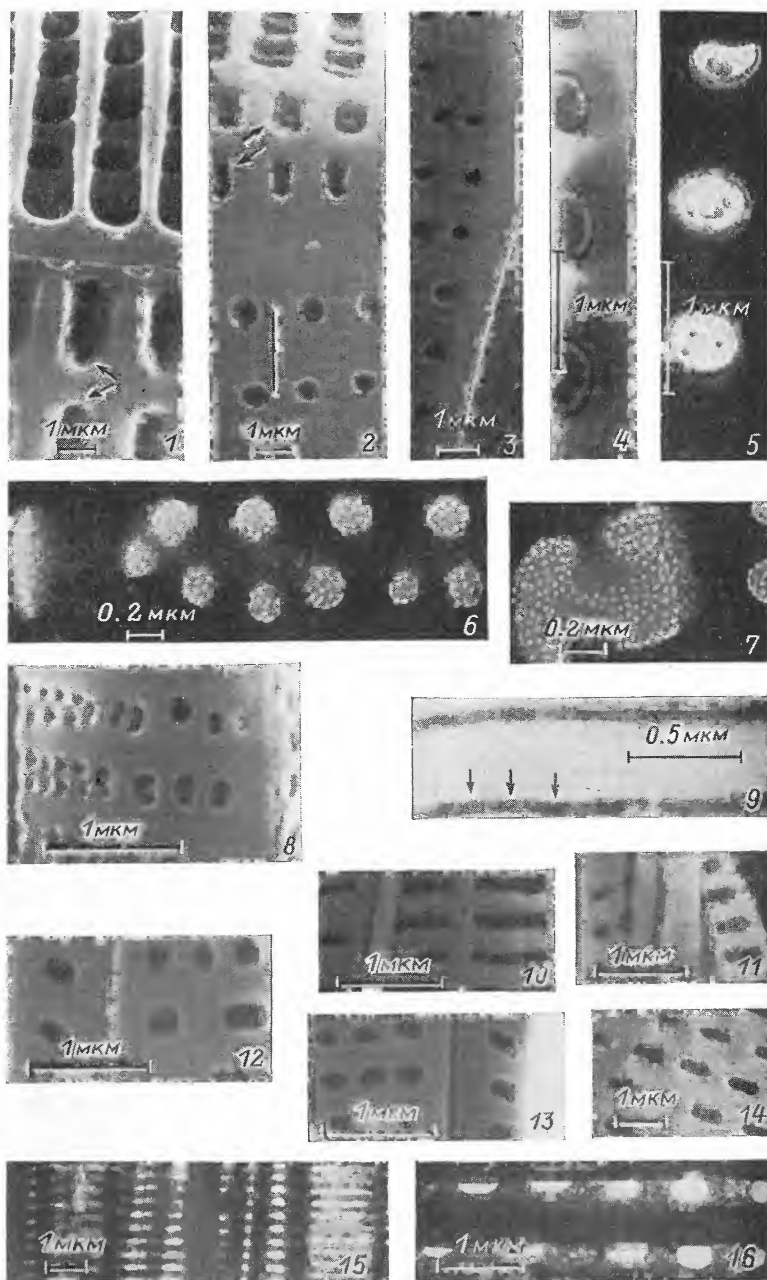


Таблица I.

1—5 — *Amphora crassa*: *1*, *2* — часть панциря с наружной поверхности, видны ареолы с фораменом, округлым (отмечены фигурной скобкой) и вытянутым (отмечены стрелками) в поперечном направлении; *3* — внутренняя поверхность створки у центрального узелка со сглаженным рельефом поперечных ребер; *4* — ложбинка (межреберье), на дне которой располагается один поперечный ряд ареол; *5* — велум ареолы неправильносетчатого строения. *6—8* — *A. acutiuscula* с 2-рядным расположением ареол, переходящим на загибе (*8*) в 1-рядное расположение, *9—11* — *A. lydiae*, фрагменты створки с узкими ложбинками и редко расположенными на дне ложбинок ареолами (ареолы обозначены стрелками); *12*, *13* — *A. pediculus*, части наружной (*12*) и внутренней (*13*) поверхности створки с округлыми отверстиями ареол; *14—16* — *A. acuta*, со слегка вытянутыми в поперечном направлении отверстиями ареол : наружная (*14*) и внутренняя (*15*, *16*) поверхности створки. *1—4*, *8—14* — СЭМ; *5—7*, *15*, *16* — ТЭМ.

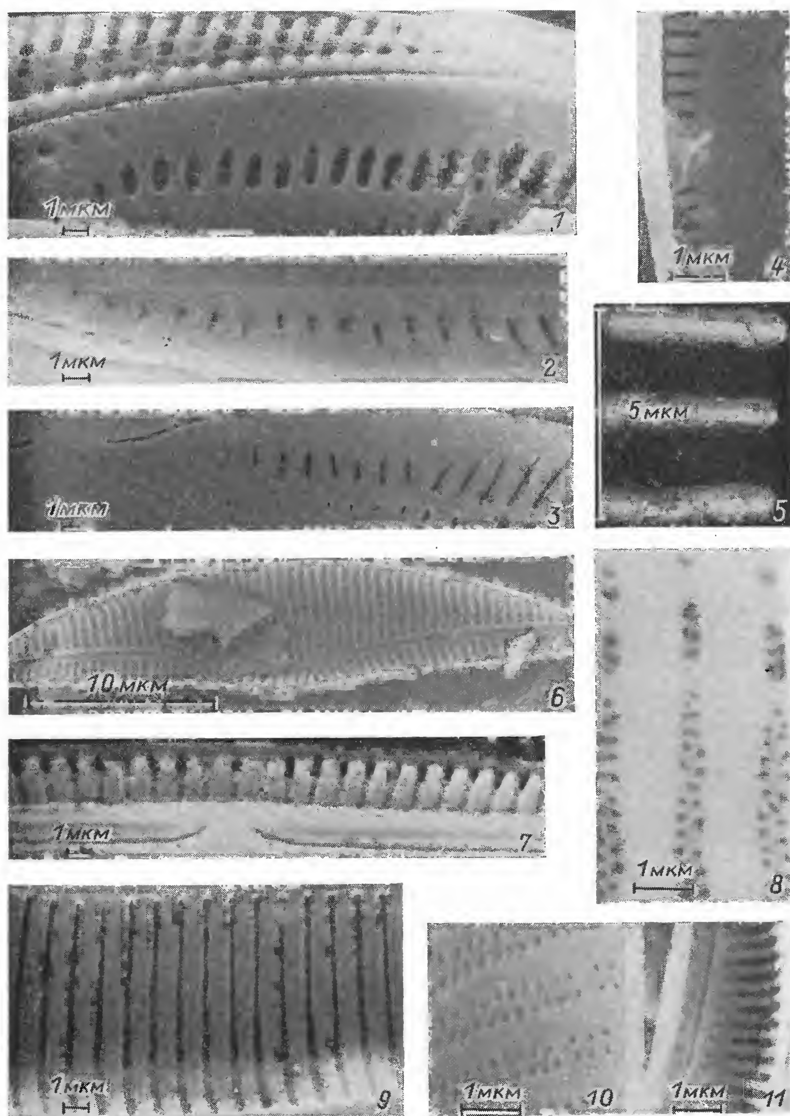


Таблица II.

1—3 — *Amphora proteus*: *1* — округлые и вытянутые отверстия ареол на спинной и брюшной сторонах створки; *2*, *3* — брюшная сторона створки с хорошо развитыми и редуцированными ареолами; *4*, *5* — *A. graeffii* с отверстиями ареол, вытянутыми в поперечном направлении, и велумом ареол, прорезанным щелью; *6* — *A. arcus*, внутренняя поверхность створки с отверстиями ареол, вытянутых в продольном направлении; *7*, *9* — *A. terroris*, наружная (*7*) и внутренняя (*9*) поверхности створки с хорошо развитыми поперечными ребрами на наружной поверхности, между которыми располагаются мелкие округлые ареолы; *8* — *A. hyalina* с округлыми ареолами, расположенными в двойных рядах, которые у спинного края створки имеют тенденцию к слиянию в более крупные ареолы; *10* — *A. delicatissima* с округлыми ареолами, расположенными в двойных рядах поперек всей спинной стороны створки; *11* — *A. proschkiniana*, внутренняя поверхность створки в центральной ее части с округлыми ареолами и хорошо развитыми поперечными ребрами между ними. *1—4*, *6—11* — СЭМ; *5* — ТЭМ.

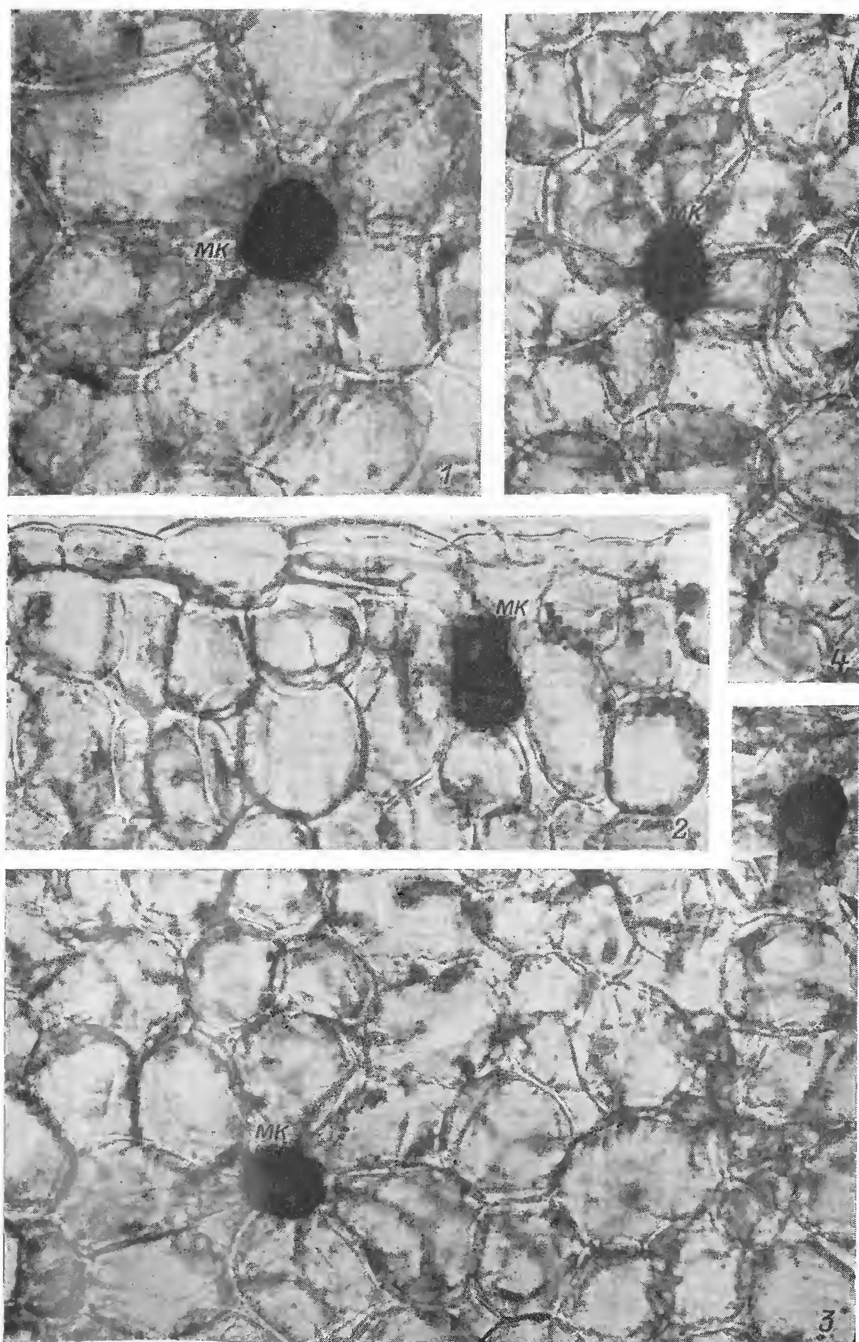


Таблица I. Мирозиновые клетки в мезофилле листа *Brassica oleracea*.

1 — живой материал; *2* — фиксированный спиртом материал; *3*, *4* — гербарий. Окраска препаратов: *1*—*3* — лактофенол-анилиновый синий, *4* — лактофенол-метиловый голубой; ×250—300. *мк* — мирозиновая клетка.

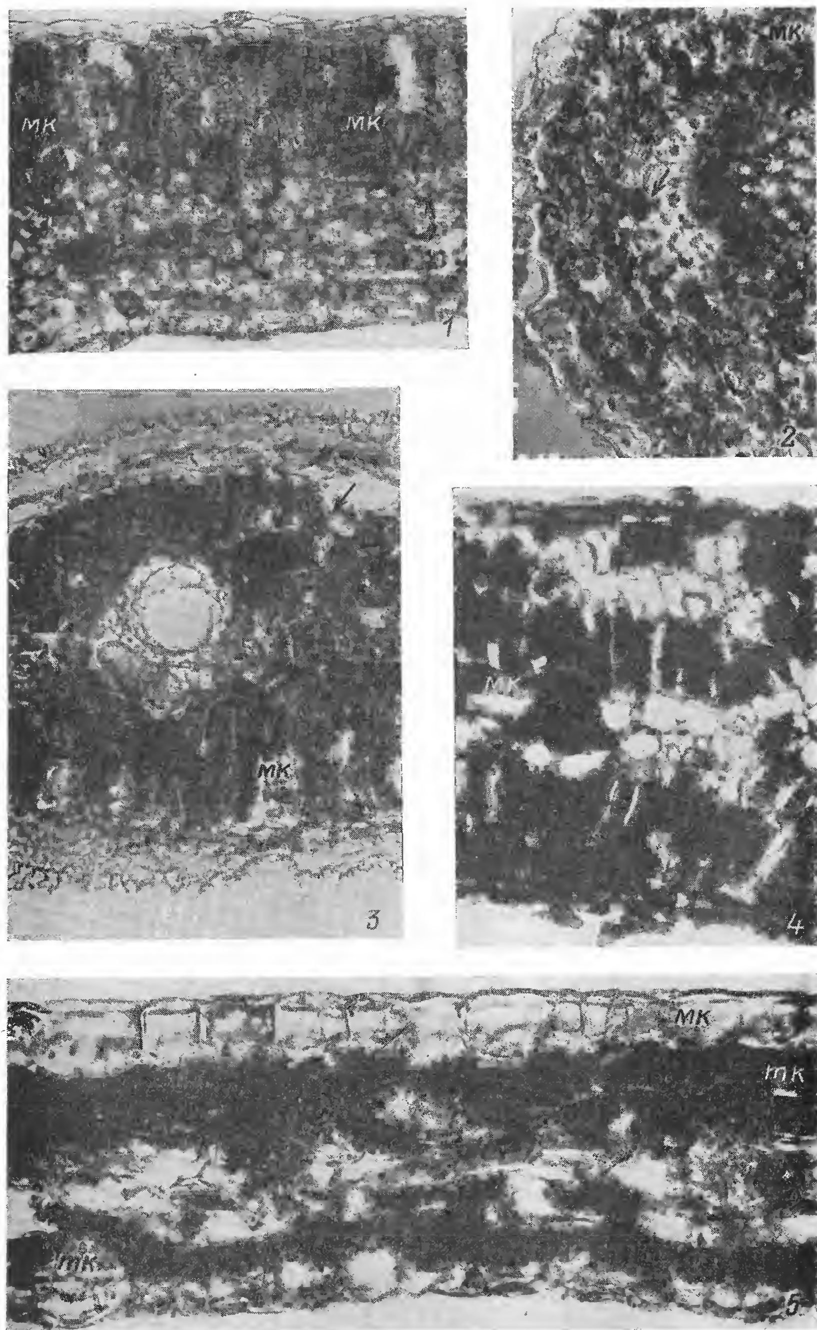


Таблица II. Мирозиновые (*мк*) и танинсодержащие (*тк*) клетки в мезофилле листа.

1 — ***Armoracia rusticana***; *2* — *Raphanus sativus*, поперечный срез жилки, видна цитохимическая реакция в клетке склеренхимной обкладки проводящего пучка (стрелка); *3* — *Capparis herbacea*, виден овальной формы идиобласт (стрелка), дающий положительную реакцию на мирозин; *4* — *Bretschneidera sinensis*; *5* — ***Sapindus attenuatus***, видны темные танинсодержащие клетки, затрудняющие выявление мирозина. Кирпично-розовая окраска клеток эпидермы (реакция на мирозин) на черно-белом отпечатке не видна. *1* — фиксированный материал, *2*—*5* — гербарий. Окрашивание препаратов: *1* — орцин—HCl реактив; *2*, *4* — лактофенол-метиловый голубой; *3* — фуксин; *5* — реакция Миллона по Бэкер. *1*—*3* — ×120; *4*, *5* — ×150.

1 р. 90 к.

Индекс
70056